VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ У ПТИЦ В ПРИРОДЕ





АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ТОМ 113

БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ У ПТИЦ В ПРИРОДЕ

Под редакцией В. Р. Дольника

ЛЕНИНГРАД

1982

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

PROCEEDINGS OF ZOOLOGICAL INSTITUTE

vol. 113

TIME AND ENERGY BUGETS IN FREE-LIVING BIRDS

Edited by V. R. Dolnik

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР
член-корреспондент АН СССР *О. А. СКАРЛАТО*

Редакционная коллегия:

А. Н. Световидов (редактор серии), *И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, Я. И. Старобогатов* (заместитель редактора), *В. А. Тряпицын*

Измерения расхода энергии птицами при совершении элементарных актов, лежащих в основе более сложных форм активности, позволили создать метод расчета суточных затрат энергии птицами (т. е. их бюджета энергии) при естественной жизни в природе на основе хронометрирования времени, затрачиваемого ими на элементарные акты (т. е. их бюджет времени), и энергетической цены этих элементарных актов. Метод открывает новые возможности изучения на видовом, популяционном и индивидуальном уровнях экологии и поведения диких птиц, в том числе и редких видов.

В сборнике приведены описание метода, проверка его путем синхронного использования других методов на нескольких интересных видах с сильно различающейся биологией, первые бюджеты времени и энергии и их анализ, а также метод расчета затрат энергии самкой на продукцию кладки и сводные данные о калорийности и усвояемости растений, их семян, беспозвоночных и позвоночных животных, поедаемых птицами. Книга рассчитана на экологов, зоологов, специалистов по охране окружающей среды, преподавателей и студентов.

Б $\frac{2005000000—004}{055(02)3—82}$ Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1982

В. Р. Дольник

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ БЮДЖЕТОВ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ У ПТИЦ

Научиться определять, сколько энергии и на что расходуют животные в естественной обстановке, каковы их пищевые потребности в природе, было мечтой зоологов в течение многих десятилетий. И особенно недостижимой эта цель казалась орнитологам, т. к. их объекты чрезвычайно подвижны и могут перелетать на большие расстояния. Еще 20 лет назад ни для одного вида птиц не имелось данных о суточном бюджете энергии в естественной обстановке, а 10 лет назад этих данных было всего несколько. Тем поразительнее успех, достигнутый за последние годы, когда были выяснены бюджеты энергии у нескольких десятков видов свободноживущих птиц. Это оказалось возможным благодаря применению принципов и подходов, разработанных орнитологами-биоэнергетиками в лаборатории (причем, именно принципов и подходов, а не приборов или методов).

Настоящая статья излагает общие принципы, методы и первые итоги изучения бюджетов времени и энергии у свободноживущих птиц. Помимо опубликованных ранее работ, в статье использованы новые данные о некоторых видах, публикуемые в настоящем сборнике.

Автор благодарит Т. Д. Воробьеву, Т. А. Ильину и Р. Л. Потапова, обсуждение с которыми позволило ему лучше понять возможности и методические приемы изучения бюджета времени у птиц.

Существует несколько конкурентных терминов, применяемых в энергетике птиц для обозначения расхода энергии за сутки.

1. Поддерживающая энергия (Maintenance energy) — расход энергии, необходимый для поддержания индивидуального существования.

2. Энергия существования (Existence energy) — необходимая для поддержания индивидуального существования энергия.

Это полные синонимы, если речь идет об энергетике свободноживущих птиц в непродуктивные периоды. Второй термин часто используется для обозначения энергетических потребностей содержащихся в клетке птиц; некоторые авторы используют его только в этом значении. Оба термина подразумевают, что резерв энергии в организме за сутки не изменился.

3. Суточный расход энергии (Daily energy expenditure) — суммарный расход энергии за сутки свободноживущим животным.

4. Суточный бюджет энергии (*DEB*) — употребляется в нескольких значениях: а) распределение энергии по статьям расхода, б) суммарный расход энергии за сутки (в этом случае он — синоним предыдущего термина). Оба термина исходно не подразумевают обязательную неизменность резервов энергии в организме за сутки, но обычно используются для такого случая, т. е. для ситуаций, когда энергетический баланс нулевой.

5. Катаболизированная энергия — используется, чтобы подчеркнуть, что речь идет только о расходе энергии.

6. Метаболизированная энергия — используется, чтобы подчеркнуть, что речь идет только о полученной из пищи энергии.

Оба термина будут обозначать ту же величину, что и два предыдущих, если баланс энергии был нулевым, но их чаще всего используют именно в тех случаях, когда расход и приход энергии за сутки были не равны. В продуктивный период года все термины, кроме энергии существования, охватывают весь расход энергии организмом, а энергия существования — только непродуктивную часть расхода; она меньше предыдущих на величину продуктивной энергии. (Подробнее обсуждение этих вопросов см. Дольник, 1980а; King, 1974; Kendeigh et al., 1977).

Связь между бюджетами времени и энергии

Суточный бюджет времени животного (*DTB*) — это распределение времени суток по «статьям» расхода его на разные формы активности. Самоочевидно, что затраты времени на активности могут варьировать, но в сумме равны 24 ч.

Бюджеты времени у птиц начали изучать давно (это одна из популярных задач для начинающих натуралистов и студентов), но знание одних только бюджетов времени существенно не повлияло на понимание особенностей биологии птиц.

Суточный бюджет энергии животного (*DEB*) — это распределение затрат энергии за сутки по «статьям» расхода ее на разные формы активности.

Величина суммы этих затрат, суточный бюджет энергии (*DEB*), априорно не самоочевидна. С одной стороны, можно было предполагать, что *DEB* определяется структурой бюджета времени и энергетической ценой каждой из образующих его активностей таким образом, что может произвольно варьировать в неопределенно широком диапазоне. (Эту точку зрения можно еще выразить принципом: *DEB* таков, какой сложится исходя из необходимых затрат на необходимые активности). С другой стороны, можно предполагать, что *DEB* заранее довольно строго предопределен, и структура бюджета времени такова, чтобы сумма затрат на все активности была равна заданной величине *DEB*. (Эту точку зрения можно выразить принципом: независимо от насущных потребностей в разных активностях в течение суток, животное должно выбирать такое распределение времени на них, чтобы сумма затрат энергии на все активности в течение суток равнялась определенной, отпущенной на сутки энергии). Автор последовательно развивал второй подход к связи бюджетов времени и энергии у птиц (Дольник, Блюменталь, 1964, Дольник, 1967, 1967, 1971а, б, 1975). Нужно подчеркнуть, что речь идет не о том, что *DEB* — это некая константа — он может варьировать — а о том, что это не неопределенная, случайная величина.

Такой подход подразумевает неразрывную связь между *DTB* и *DEB*, основанную на том, что животное ограничено сразу двумя факторами: средним уровнем располагаемой им на сутки энергии и длительностью суток *. Связь *DTB* и *DEB* означает, что только их совместное изучние позволяет раскрывать на количественной, сравнимой основе особенности жизни птиц и пути их адаптации.

Незаменимость измерений DEB диких птиц

Биоэнергетика птиц развивала одновременно и другие подходы к оценке *DEB* свободноживущих птиц, основанные на оценке его (без измерений в природе), исходя лишь из лабораторных измерений энергии существования (*EM*) клеточных птиц, массы тела птицы и температуры среды (Kendeigh et al., 1977), или исходя из данных о *DEB* других видов и массы тела птицы (King, 1974, Дольник, Кинжевская, 1980). На этом пути достигнут очень большой успех: исходя из массы тела птицы, ее *DEB* предсказывается зачастую с точностью до нескольких процентов, и редко с отклонением более 25%, что вполне достаточно для оценки пищевых потребностей птиц и роли их в экосистемах. Точность расчета *DEB* ныне не ниже точности его прямого измерения, поэтому можно считать, что поиски метода расчета *DEB*, исходя из массы тела птицы, завершены.

Высокая точность расчета *DEB* на основе обобщающих уравнений зависимости *DEB* от массы тела птицы и температуры среды отнюдь не уменьшает важность разработки и применения методов конкретного измерения или оценки *DEB* свободноживущих птиц. Обобщающие уравнения дают нам представление о том, каким в среднем должен быть *DEB* «средневзвешенной» птицы без учета ее видовых особенностей и индивидуальной тактики в данных конкретных условиях. Изучение видовых, популяционных, сезонных и индивидуальных особенностей энергетики свободноживущих птиц возможно лишь путем прямых измерений энергетики конкретных особей или их групп, с применением особых методов. Поэтому разработка и проверка эффективности таких методов необходима.

Методы изучения бюджета времени

Индивидуальное хронометрирование. Суточный бюджет затрат времени на все формы активности (*DTB*) одной конкретной птицы в некоторых слу-

* Это, в свою очередь, должно определять две особенности бюджета времени. Во-первых, в нем должен быть скрытый резерв времени на случай продления некоторых форм активности. Это резервное время в обычных ситуациях должно расходоваться на какие-либо формы «безделничания» — отдых, уход за собой, игры, увеличение социальных контактов, иммитацию поиска пищи и т. п. Во-вторых, в него должна входить комбинация быстро расходующих энергию форм активностей и медленно ее расходующих, произвольно увеличивая или уменьшая которые, птица подгоняет суточный расход энергии под заданную величину.

чаях удается установить прямым непрерывным наблюдением за ней, сопровождаемым хронометрированием ее активностей. Для этого нужно, чтобы птица отличалась от других особей (индивидуальными признаками или искусственной маркировкой) и все время находилась в поле зрения наблюдателя (это достигается выбором места, вида, сезона). В этом случае все оборудование исследователя сводится к созданию укрытого наблюдательного поста, использованию секундомеров и приемов сокращенной быстрой записи каждого (заранее установленного) типа активности и интервалов времени, в течение которого продолжалась каждая активность.

Техника записи может быть приборной — для этого нужно иметь пульт с числом кнопок, равным или большим, чем число типов активности. Наблюдатель с началом новой активности нажимает соответствующую кнопку и держит ее, пока эта активность не прекратится, после чего нажимается кнопка, соответствующая другой активности, сменившей предыдущую. Кнопки должны замыкать электрические цепи записи. Это могут быть просто цепи, соединяющие через кнопки счетчики импульсов с источником питания, дающим импульсы с определенной частотой (например, 0.5 с), или цепи, замыкающие через каждую кнопку сигнал особой формы, записываемый на магнитофонную ленту, которую может затем обработать ЭВМ, и т. п.

Не всегда удается сделать полную суточную запись непрерывным хронометражем и тогда она реконструируется по частям, записанным в разное время суток, в разные дни, или на разных особях, находившихся в сходных условиях и состоянии. Так как почти все формы активностей у птиц имеют суточные ритмы, нельзя реконструировать *DTB* по отдельным хронометражам, охватывающим лишь часть суток.

Часто прямой непрерывный хронометраж одной особи невозможен, и для реконструкции *DTB* применяются более изощренные методы. Назовем наиболее эффективные из них.

Хронометрирование стаи. Если число птиц в стае известно и постоянно, эффективен хронометраж по типу «фотографирования»: за короткий, заранее выбранный промежуток времени подсчитывают число птиц, находящихся одновременно в активности одного типа (сидят, летят, чистятся, кормятся и т. п.), затем за такой же промежуток времени подсчитывают число птиц в активности другого типа, и т. д., пока не переберут все типы активности; затем операцию повторяют. Соотношение числа птиц в разных активностях принимается за соотношение длительностей этих активностей.

Второй способ состоит в том, что наугад выбрав в стае птицу в данной форме активности, включают секундомер и следят за ней, пока активность не сменится. При большом количестве таких замеров средний результат равен $^1/_2$ обычной средней протяженности данной активности. Частота распределения разных активностей в этом методе определяется по средним частотам проявления новой активности в момент окончания каждого хронометрирования. Этот метод применим для очень больших или смешивающихся стай.

Расчет бюджета времени по частоте встреч. Если регистрировать форму активности, в которой находилась каждая встреченная птица данного вида (конечно, исключая активности, вызванные самим наблюдателем), то распределение частот встреч птиц в разных активностях можно использовать для расчета времени, затрачиваемого на каждую активность. Этот метод требует, чтобы птицы были равно обнаруживаемы при разных активностях, что возможно далеко не для всех видов и не во всех условиях.

Реконструкция бюджета времени по следам. У некоторых птиц, в частности, гусей (Dorozynska, 1969, Barton et al., 1979) и тетеревиных (Потапов, наст. сб.) дефекация происходит ритмично, через определенные промежутки времени. Если птицы ведут наземный образ жизни и оставляют следы (например, на снегу), по которым можно расшифровать их деятельность, то экскременты образуют как бы отметки времени на этих следах. Это позволяет реконструировать бюджет времени троплением.

Радиотелеметрия. *DTB* птицы, несущей радиопередатчик, может быть установлен, если датчики, укрепленные на ней, дают разные сигналы при таких формах активности, как покой, полет, педальные локомоции и т. п. В некоторых случаях на птиц укрепляли очень миниатюрные и простые приборы, регистрирующие суммарное время, при котором голова находится в положении, характерном для покоя, полета, ныряния и т. д. Широко известно применение регистрирующей техники при изучении насиживания и выкармливания птенцов.

Комбинированные методы. Чаще всего полный *DTB* удается установить, комбинируя описанные выше методы. Например, время, затрачиваемое ласточками (Delichon urbica) на активность в гнезде и у гнезда хронометрировали прямым методом, а распределение времени между полетами и отдыхом вне гнезда — моментальными учетами соотношения летающих и отдыхающих на проводах птиц в изолированной колонии (см. Дольник, Кинжевская, 1980). В начале гнездового периода поведение самцов зябликов (Fringilla coelebs) на гнездовом участке хронометрировали прямым методом, а поведение их вне участка реконструировали по частоте встреч птиц в разных формах активности (см. ст. Т. А. Ильиной и Л. В. Федорянской, наст. сб.). В той же работе дальность полетов для питья и купания и продол-

Таблица 1

Время, проводимое птицами в полете, (% суток)

Вид	Сезон, состояние	% времени в полете	Источник
	Виды, кормящиеся в воздухе		
Apus apus	гнездование	69.9	Дольник, Кинжевская, 1980
Delichon urbica	»	61.5	» »
Hirundo rustica	»	52.9	» »
Progne subis	»	57.0	Utter, LeFebvre, 1973
Pterochelidon pyrrhonota	»	32.9	Withers, 1977
Iridoproche albinea	»	27.9	Ricklefs, 1971
	Колибри		
Selasphorus platycercus	территориальность	18.4	Calder, 1974, 1975
Eulampius jugularis	»	16.0	» »
Calypte anna	»	14.9	» »
	Виды животноядные, ищущие пищу в полете		
Larus atricilla	гнездование	19.8	Burger, 1976
Buteo regalis	»	15.3[1]	Wakeley, 1978
Buteo platypterus	»	12.4	Mosher, Matray, 1974
Elanius caeruleus	зима	11.2[2]	Tarboton, 1978
Elanius leucurus	»	8.9	Koplin et al., 1980
Pandion haliaetus	»	9.6	Levenson, 1979
Falco sparverius	»	3.0	Koplin et al., 1980
	Виды, использующие полет с транспортной целью		
Spiza americana	гнездование	10.3[3]	Schartz, Zimmerman, 1967
Calcarius lapponicus	»	8.1[2]	Custer, Pitelka, 1972
Mimus polyglottos	»	7.0	Utter, 1971
Sturnus vulgaris	гнездование	6.8	Tinbergen, 1981
Empidonax minimus	»	6.9	Holmes et al., 1979
Dendroica caerulescens	»	4.7	» »
Passerculus sandwichensis	лето	4.0	Wiens, 1969
Calidris ferruginea	круглый год	3.7	Puttick, 1979
Vireo olivaceus	гнездование	2.8	Holmes et al., 1979
Phainopeplas nitens	лето	2.4	Weathers, Nagy, 1980
Anser erythropus	зима	2.4	Т. Д. Воробьева, наст. сб.
Empidonax traillii	гнездование	2.3	Ettinger, King, 1980
Sialia sialis	зима, лето	2.3	Pinkowski, 1979
Pipilo erythrophtalmus	гнездование	2.2	Greenlaw, 1969
Pica nuttalli	весь год	2.1	Verbeek, 1972
Auriparus flaviceps	конец лета	2.1	Austin, 1978
Columba livia	осень	2.1	Ангальт, 1979
Aegolius acadicus	конец лета	2.1	Forbers, Warner, 1974
Fringilla coelebs	размножение	2.1	Ильина, Федорянская, наст. сб.
Calidris pusilla	гнездование	1.3	Ashkenazie, Safriel, 1979
Otis etrax	зима	1.3	Воробьева, наст. сб.
Zonotrichia albicollis	зима	1.0	Lewis, 1975
Dendrocopos major	зима	0.3	А. В. Бардин, наст. сб.
Tetrao urogallus	зима	0.4	Р. Л. Потапов, наст. сб.
Lyrurus tetrix	»	0.2	» » »
Bonasa bonasia	»	0.2	» » »
Lagopus lagopus	»	0.2	» » »
Anas strepera	гнездование	0.1	Dwyer, 1975

Примечания. [1] Из них 3.6% активный полет, 11,7% парение.
[2] Из них линейный полет 1.1%, парение 1.5%, зависание — 7.0%.
[3] Включая токовые полеты.

жительность их у зябликов реконструировали на основе наблюдения у водопоя и учета расстояний, с которых прилетали меченные зяблики.

Регистрируемые формы активности. Поведение птиц, особенно в гнездовое время, очень разнообразно. В зависимости от цели работы, можно либо регистрировать активность очень дробно (например, в этологических исследованиях), либо более обобщенно (в энергетических исследованиях). В любом случае до начала работы намечают те типы активности, которые будут хронометрировать. В дальнейшем при анализе материалов часто отдельные формы активности объединяют. При этом важно соблюдать два условия: а) не объединять вместе время, затраченное на активности, имеющие принципиально разные цели (например, заботу о потомстве и уход за собой, отдых и насиживание и т. п.); б) не объединять вместе время, затраченное на активности, имеющие заведомо разную энергетическую стоимость (например, полет и прыжки или плавание, позу покоя и настороженности и т. п.). Активности, относящиеся к поддержанию индивидуального существования, и активности, связанные с продуктивными процессами (рост, размножение, линька, миграция), не должны объединяться.

Часто число регистрируемых форм активности может быть сведено к 7—8 (сон, дневной покой, поза готовности к действию, чистка оперения, купание, кормежка, педальные перемещения, взлет, горизонтальный полет), но иногда выделяют более 40 разных форм активности.

Важнейшие рекомендации. 1. Часто птица совершает одновременно две активности (например, летит и поет). В этом случае, если такая форма активности не предусмотрена заранее, ее нужно относить к заведомо более энергоемкой форме (в данном случае — к полету, а не к пению).

2. При разных активностях птицы заметны по-разному. Поэтому часто наблюдатель завышает время, которое птицы тратят на такое заметное поведение, как полет, пение, токование, и занижает время, которое пицы тратят на отдых, замирание в позе готовности, или проводят в укрытиях. Только проверка своей объективности в этом направлении позволяет избежать субъективных ошибок.

3. При пересчетах *DTB* в *DEB* на величину последнего наиболее влияют активности, требующие высокого расхода энергии (полеты). За 5 мин полета расходуется столько же нергии, сколько за час ходьбы по земле, прыжков или кормежки, поэтому затраченное на полет время должно устанавливаться с точностью, на порядок более высокой, чем затраты времени на иные активности. Нельзя относить к полету все время (от отлета до прилета), которое птица не наблюдалась. Следует точно установить, куда она летает, и чистое время, расходуемое на полет, применив комбинированные методы. Человеку кажется, что птицы летают очень много. Но это неверно, просто летящие птицы много заметнее, чем не летящие. Даже орнитологи обычно изумляются, когда узнают, что птицы летают очень мало. Поэтому здесь уместно привести данные о затратах времени на полет у разных видов, полученные на основе изучения *DTB* (табл. 1). Оказывается, что большинство видов проводит в полете около $^2/_3$ ч в сутки; даже такие казалось бы много летающие виды, как Buteo и Larus, летают 3.5—4.5 ч в сутки; совы лишь около 0.5 ч в сутки. Лишь стрижи и ласточки проводят в полете более 10 ч в сутки, а колибри — 3.6—4.4 ч.

4. Очень важно узнавать и выделять в поведении птиц позу готовности к действию и не смешивать ее с позой отдыха. В этой позе птицы проводят много времени, а расход энергии в ней ближе к расходу энергии при активности, чем при покое.

5. Почти никогда при суммировании результатов хронометража в результате не получается ровно 24 ч. Если получается больше, то ревизию исходных материалов начинают с самых не точно обнаруживаемых, длительных и не требующих большой мощности форм активности. Если сумма получается немного менее 24 ч, то недостающее время наиболее безболезненно отнести к позе готовности к действию (если, конечно, нет основания для иного пересмотра).

Система показателей энергетики птицы

В лабораторных условиях можно измерить почти все элементы потока энергии, проходящей через птицу. Но у свободноживущей птицы это невозможно, и многие элементы потока энергии рассчитываются на основе: 1) измерения части из них; 2) введения в расчеты полученных в лаборатории данных о таких элементах потока, которые не могут быть в природе существенно иными; 3) использования теоретической модели, количественно связывающей потоки энергии. Модели базируются на законе сохранения энергии, согласно которому сумма всех потоков всегда равна входному потоку.

Масса потребляемой за сутки пищи (*FI*), если умножит ее на удельную калорийность пищи (*CD*), образует большую энергию (*GE*). Удельная калорийность пищи может быть измерена в лаборатории; кроме того, для многих видов пищи это уже табличная величина; т. к. она измерялась неоднократно. Равенство $FI \times CD = GE$ по-

зволяет рассчитать любой из трех показателей, если два других известны (см. ст. Дольника с соавторами, наст. сб.).

GE пищи после усвоения организмом, распадается на метаболизированную энергию (*ME*) и экскреторную энергию (*EE*) в соотношении, определяемом коэффициентом утилизации пищи (*MEC*). *MEC* зависит от того, какая это пища, от вида, ее усваивающего, и (в меньшей мере) от условия среды (сезон, температура, длина кормового дня (Постников, 1976). Равенства $ME=EE=GE\,(1-MEC)$, $ME=GE\times MEC$, $GE=ME+EE$ связывают эти четыре показателя, и позволяют вычислять их, если два из них известны. *MEC* может быть измерен на содержащихся в клетках птицах или взят как табличное данное. Усвоенная энергия *ME* окисляется в организме, обеспечивая химические реакции, мускульную работу и выделяя тепло. Величина окисленной за сутки энергии пищи и резервов называется катаболизированной энергией (*CU*). У не растущего организма *CU* может быть равна *ME* (нулевой энергетический баланс) или меньше нее (положительный баланс) вследствие того, что часть энергии может аккумулироваться в теле в виде резервов, или, напротив, заимствоваться из резервов. Отклонение баланса приводит к изменению утренней (без пищи в пищеварительном тракте) массы тела птицы (Δm). В лабораторных условиях можно установить коэффициент перехода от массы к энергии — калорический эквивалент изменения массы тела *CV* (методы см. Дольник, Гаврилов, 1971) Равенство

$$ME = CU \pm \Delta m \times CV$$

связывает эти четыре показателя, позволяя рассчитать один из них, если три другие известны.

Если $ME=CU$, обе эти величины могут быть также названы поддерживающей энергией, суточным бюджетом энергии (*DEB*), или суточным расходом энергии (*DEE*). Следовательно, *DEB* может быть установлен, если известны хотя бы следующие наборы показателей: а) *GE* и *MEC*; б) *EE* и *MEC*; в) *GE* и *EE*; г) *CU* и $\Delta m\times CV$.

Структура *DEB*. *DEB* представляет собой в первом приближении сумму: а) расхода энергии на базальный метаболизм, *BM*; б) расхода энергии на все мускульные активности, обеспечивающие индивидуальное существование особи; в) расхода энергии на продуктивные процессы в организме (продуктивная энергия, *PE*). Пункты «а» и «б» вместе образуют энергию существования (*EM*). *PE* расходуется на рост, размножение, линьку и миграцию; часть ее может накапливаться в виде новой синтезированной биомассы (это продукция, *P*), а часть — расходоваться на особые мускульные активности или реакции синтеза. Равенство $DEB = EM + PE$ позволяет вычислять любой из трех показателей, если два других известны.

В рамках метаболизированной энергии (*ME*) существует еще один поток энергии — тепло специфического динамического действия пищи (*SDA*), величина которого зависит от химического состава пищи. Так как *SDA* возникает как тепло в момент усвоения пищи, его роль в *DEB* зависит от ситуации; при низких температурах это тепло замещает часть расхода энергии на терморегуляцию, а при высоких — рассеивается. Точно также побочное тепло работающих мышц может либо замещать часть энергии терморегуляции, либо рассеиваться. Из-за этих двух процессов компенсации *DEB* не строго равен сумме ожидаемых потоков энергии. Экспериментально это проявляется в том, что удельная теплопроводность птицы покоящейся и не усваивающей пищу выше, чем удельная теплопроводность ее при существовании в клетке, а в клетке она, видимо, выше, чем при естественном существовании.

После многих неудачных попыток теперь все же удается удовлетворительно построить модели *DEB* у хорошо изученных в лаборатории видов в широком диапазоне температур среды путем последовательного суммирования составляющих его потоков с учетом компенсации (Kendeigh et al., 1977, Dolnik, 1974, Дольник, 1980а). Успех в построении аналитических моделей DEB открыл путь к возможности количественного расчета *DEB* на основе *DTB*.

Зависимости компонентов *DEB* от температуры среды. В результате анализа реакции компонентов *DEB* на температуру среды T_A (подробно см. Kendeigh et al., 1977) можно сделать следующие выводы.

1) Базальный метаболизм (*BM*) не зависит от T_A.

2) При полете нет специального расхода энергии на терморегуляцию.

3) При низких T_A энергия *SDA* замещает расход энергии на терморегуляцию, а при высоких, начиная с нижней границы термонейтральной зоны (T_{lc}) — нет. В промежуточном диапазоне T_A энергия *SDA* используется факультативно, и можно считать, что лишь часть ее замещает расход энергии на терморегуляцию.

4) Расход энергии на терморегуляцию в локомоторном покое, при педальной активности и при обычном существовании зависит от T_A. Эта зависимость (кроме

очень низких температур) близка к линейной, поэтому может быть описана уравнением

$$H_T = H_0 - h \times T_A$$

где H_T — расход энергии на терморегуляцию, H_0 — расход ее при температуре среды 0° С, T_A — температура среды, а h — удельная теплопроводность птицы, т. е. изменение расхода энергии в единицу времени при изменении T_A на 1°. При покое, в состоянии мускульной активности и при энергии существования H_0 и h разные.

5) Зависимость энергии существования EM от T_A (вплоть до T_A=30°) удовлетворительно описывается уравнением

$$EM_{T_A} = EM_{30°} + h_1 \times T_A$$

При очень низких T_A линейная зависимость нарушается вследствие снижения локомоторной активности, распушения перьев, гипотермии и усиленного использования экономящего энергию поведения.

Зависимости компонентов *DEB* от массы тела. Некоторые показатели энергетики птиц (*MEC*, *CV*) не зависят от массы тела. Другие компоненты зависят (обзоры см. Calder, 1974; Kendeigh et al., 1977), и эта зависимость носит степенной характер вида:

$$y = a \cdot m^b$$

где y — энергетический признак, а a и b — константы, разные для разных показателей. Константа b показывает, как изменяется признак с изменением m. Важные для понимания *DEB* признаки имеют следующие константы b:

1. Базальный метаболизм: b=0.65—0.72; расход энергии при педальной активности: b=0.8; расход энергии при полете: b=0.69—0.73. Эти константы достоверно не отличаются между собой, следовательно, соотношение расходов энергии при *BM*, педальной активности и полете не зависит от массы тела. Эта особенность (принцип С. Броди) позволяет выражать расходы энергии при всех видах активности кратно *BM*.

2. Продуктивная энергия *PE* имеет константу b=0.63; энергия существования *EM* при T_A 30° имеет b=0.63—0.68, т. е. такие же, как первая группа, или чуть ниже. Сходство констант b для PE и EM позволяет выражать у птиц разных масс тела *PE* как долю *EM* или долю *BM*, т. к. соотношение не будет зависеть от массы тела.

3. *EM* при T_A 0° имеет константу b=0.51—0.54, а удельная теплопроводность в покое (h_2) имеет b=0.53—0.59 (различия не достоверны). Эти признаки явно менее круто зависят от массы тела.

4. Еще менее крутая зависимость удельной теплопроводности в обычном существовании (h_1) b=0.22 — 0.33.

Существование единых для всех птиц (или отдельных отрядов) зависимостей главных показателей энергетики от массы тела показывает единство плана энергетического строения птиц. В практическом отношении это очень важно тем, что позволяет по данным о немногих видах (сравнительно с их общим числом) разной массы тела рассчитывать эмпирические уравнения, позволяющие прогнозировать величину показателя, если известна масса тела птицы.

Единицы измерения. Для таких показателей, как *BM*, расход энергии при активности, теплопроводность, пригодна любая единица времени. Но *GE, ME, EE, CU, EM* и *DEB* имеют минимальную разумную (и в то же время естественную) единицу времени — сутки. Их было принято выражать в ккал/сут (и тогда это суть мощности), или просто в ккал (тогда это запасы энергии). Современное требование выражать энергетику в единицах СИ имеет определенные неудобства для биоэнергетиков: *GE* как содержание энергии в пище должна выражаться в килоджоулях, а *GE* как мощность — в ваттах; при выражении таких показателей, как *GE*, *EM*, *DEB* в ваттах теряется представление об их недробимости на отрезки времени менее суток.

Практика работ по биоэнергетике нашла компромиссное решение в том, чтобы выражать в нужных случаях мощности потоков энергии у птиц не только в ваттах, но и в килоджоулях/сутки или кдж/час.*

Для удобства перевода единиц приводим их соотношение: 1 ккал=4.187 кдж; 1 кдж=0.239 ккал; 1 ккал/сут=4.187 кдж/сут; 1 кдж/сут=0.239 ккал/сут; 1 ккал/сут= 0.485 вт; 1 ккал/ч=1.163 вт; 1 вт=0.860 ккал/ч=20.62 ккал/сут; 1 ккал/°С · сут= 0.0485 вт · $°C^{-1}$; 1 ккал/°С · ч=1.163 вт · $°C^{-1}$; 1 ккал/°С · сут=4.187 кдж · $°C^{-1}$ · $сут^{-1}$; 1 ккал/°С · ч=4.187 кдж · °С · $ч^{-1}$.

Бюджет энергии свободноживущих птиц

Изучение бюджета энергии свободноживущих птиц стало возможным только после длительного периода лабораторных исследований, позволивших, во-первых, установить затраты энергии на основные формы активности, во-вторых, понять как складывается *DEB* из составляющих его элементов, и в-третьих, измерять *DEB* на основе полевых данных о таких показателях, которые ранее считались ненадежными (количество пищи в зобу, анализ погадок, сбор экскрементов, хронометрирование *DTB*, радиотелеметрия). Лишь один чисто лабораторный метод — определение *DEB* по потерям животным введенной в него дважды тяжелой воды (D_2O^{18}) — был прямо перенесен в полевые условия.

Многие методы оценки *DEB* свободноживущих птиц позволяют получать лишь итоговую цифру, без распределения энергии по «статьям расхода». Они ценны для выяснения пищевых потребностей диких птиц разных видов и в разных условиях. Другое важное их применение — это получение независимым методом контрольной цифры при синхронном изучении *DTB* и *DEB* по «статьям расхода».

DEB можно измерять как по расходу энергии птицей, так и по получению ею энергии из окружающей среды. Оба пути должны давать одинаковое значение, если масса тела птицы не изменяется. Если она изменяется, то схождение методов должно обеспечиваться прибавлением или вычитанием произведения калорического эквивалента изменения массы тела на величину этого изменения.

В естественной обстановке почти никогда нет возможности одновременно измерить все необходимые показатели, поэтому часть их вводится на основе знаний, полученных другими путями.

Дважды тяжелая вода (D_2O^{18}). Этот метод позволяет рассчитать суммарный расход энергии за выбранный интервал времени между введением препарата в кровь птицы и взятием пробы крови. Принцип метода состоит в том, что кислород уходит из тела двумя путями — с водой и углекислым газом, а водород только с водой; содержание изотопов определяется масс-спектроскопом (Lifson, McClintock, 1966, Mullen, 1973).

Метод дважды тяжелой воды оказался настолько сложным, что был применен лишь при определении DEB четырех видов: Progne subis (Utter, LeFebvre, 1973, Mimus polyglottos (Utter, 1971), Delichon urbica (Bryant, Westerterp, 1980 и Phainopepla nitans (Weathers, Nagy, 1980).

Содержимое зоба. Этот метод впервые был предложен В. Шмидом (Schmid, 1965). Если кормовой день короток, пища переваривается медленно, и есть уверенность, что вся она к концу кормового дня, находится в зобу, то извлекая из убитых или пойманных птиц пищу после окончания кормового дня, получают количество ее, перерабатываемое птицей в течение ночи, и по нему рассчитывают полный суточный рацион. Такая ситуация встречается зимой у северных Tetraonidae и была использована Р. Л. Потаповым и А. В. Андреевым (1973) на тетереве (Lyrurus tetrix). Метод содержимого зоба дает массу съеденной пищи; по ней рассчитывают большую энергию съеденной пищи, либо сжигая ее в калорической бомбе, либо разобрав на составные части, удельная калорийность которых уже известна (по собственным измерениям или из литературы). Чтобы из *GE* получить *DEB*, возможны два пути. Первый — это умножить *GE* на коэффициент утилизации этой пищи (*MEC*), измеренный на содержавшихся в клетках птицах (так рассчитывал *DEB* Вест (West, 1968) у Lagopus lagopus). Второй, более прямой метод (которым пользовались Р. Л. Потапов и А. В. Андреев), основан на сборе суточной порции экскрементов свободноживущих птиц и определении их калорийности путем сжигания в калориметрической бомбе. В этом случае *DEB* равен *GE* минус энергия, заключенная в экскретах (*EE*).

Учет добычи. У хищных птиц в открытых пространствах удается визуально учесть среднее за сутки число добываемых ими жертв и их видовую принадлежность. Установив среднюю массу тела сходных объектов, их калорийность и коэффициент их утилизации, а также степень полноты поедания объектов птицами, удается оценить DEB хищника (Traboton, 1978; Koplin et al., 1980). Оказывается, что даже у мелких птиц удается получать вполне удовлетворительные данные об их DEB, регистрируя число клевков за день и выяснив круг поедаемых объектов. При этом главное — это выяснение доли эффективных (т. е. добычливых) клевков в их общем числе. Иногда эту долю удается установить визуально на сериях клевков в удобных

для наблюдения случаях. Но есть и другой путь: у многих видов перед проглатыванием объекта, во время или после есть специфические движения, которые можно хорошо видеть и регистрировать. Так были оценены DEB у Calidris pusilla, Sturnus vulgaris и Motacilla alba (Ashkenazie, Safriel, 1979; Tinbergen, 1981; Davies, 1980). У Dendrocopos major DEB был рассчитан на основе учета и анализа раздалбливаемых дятлом на кузнице шишек (ст. А. В. Бардина, наст. сб.).

Учет биомассы на пастбище. Если пища не вегетирует (трава зимой), и на пастбище пасутся стаи одного вида птиц известной численности, то можно оценить выедание ими пищи. Для этого пробные площадки на пастбище защищают от птиц, а спустя некоторый период делают укосы травы на защищенных и незащищенных площадках, оценивая разность биомасс травы на пробных площадках. Если птицы постоянно кормятся только на данном пастбище, а площадь его и численность птиц известны, то зная удельную калорийность травы, можно рассчитать большую энергию, потребляемую одной птицей. Этот путь был эффективно применен в Голландии к зимующим белощеким казаркам Branta leucopsis (Ebbinge et al., 1975). Переход к *DEB* возможен теми же путями, как это описано выше.

Анализ погадок. Иногда на известных местах отдыха удается собрать все погадки, отрыгнутые хищной птицей за определенный промежуток времени. По остаткам животных в погадках составляется список съеденных птицей объектов. Масса тела и калорийность каждого объекта устанавливаются подбором аналогичных объектов. Несколько попыток применения этого метода (Graber, 1962, Mosher, Matray, 1974) дали пока не очень точные результаты.

Анализ экскрементов. В одних случаях, как, например, зимой у Tetraonidae, удается собрать всю суточную порцию экскрементов (Потапов, Андреев, 1973); в других случаях, как у гусей-пискулек Anser erythropus (см. ст. Т. Д. Воробьевой, наст. сб.) можно сосчитать число дефекаций за сутки и собрать образцы экскрементов. Так или иначе суточная масса экскрементов становится известна. Их калорийность может быть установлена сжиганием в калориметрической бомбе, и, следовательно, может быть получена величина экскреторной энергии птиц. Перейти от нее к большой энергии и *DEB* просто, если известен коэффициент утилизации птицами данных кормов. Вообще-то возможно рассчитать *GE* по экскреторной энергии и без знания *MEC*, путем измерения содержания в экскретах и в образцах пищи какого-либо химического элемента, не усваиваемого птицами: масса съеденной пищи должна содержать столько же этого элемента, сколько содержит его суточная порция экскретов.

Комбинирование методов. Результат получается наиболее надежным, если расчет энергетики можно сделать не по одному, а по двум или более показателям.

Важность табличных данных. Удельные калорийности многих объектов питания достаточно устойчивы, чтобы их можно было не определять каждый раз, а пользоваться уже имеющимися измерениями. Поэтому важно публиковать все новые измерения калорийности пищевых объектов, а временами публиковать сводки. Наиболее полную сводку содержит статья Дольника с соавторами, наст. сб.

Метод преобразования DTB в DEB

Бюджет времени дает распределение затрат времени на однотипные активности. Если бы было известно, сколько энергии тратит птица в единицу времени при каждом типе активности, то перемножение затрат энергии в единицу времени на затраты времени, давало бы бюджет энергии птицы, а сумма всех затрат за сутки — суточный бюджет энергии.

Энергетическую цену каждой активности можно измерить раздельно, комбинируя разные методы лабораторных измерений и полевых. Например, длительное изучение энергетики зяблика (Fringilla coelebs) позволяет представить расход энергии на главные типы активностей (табл. 2). Однако такой путь, основанный на прямом измерении в лаборатории всех компонентов энергетики у каждого вида, очень ограничен, поэтому более перспективно вести поиск каких-то коэффициентов, комбинируя данные, полученные на нескольких видах, и перенося их на другие виды. Этот путь впервые был испробован Ориансом (Orians, 1961) в отношении Agelaius phoeniceus (ранее его частично пробовали Gibb, 1954, Pearson, 1954, Felix, 1958).

Первые системы коэффициентов для пересчета *DTB* в *DEB*

Для представления в сравнимой форме данных о разных видах птиц Орианс выбрал в качестве опорной единицы расход энергии ими в покое при данной темпе-

ратуре среды (*RM*). Расход энергии при активности выражался в числе энергий покоя. Пение, например, требует расхода энергии на уровне 1.1×*RM*, токование 2×*RM*, полет 5×*RM*. Другие авторы принимали за опорную единицу энергию существования (Schartz, Zimmerman, 1971; Wiens, Innis, 1973). *RM* и *EM* не удачны как основные единицы, т. к. зависят не только от вида птицы и массы ее тела, но и от температуры среды. Поэтому позднее другие авторы (Utter, 1971; Guster, Pitelka, 1972; King, 1974; Дольник, 1980б) приняли за опорную единицу расход энергии при базальном метаболизме (*BM*).

Таблица 2

Итоги лабораторных измерений энергетики зяблика Fringilla coelebs, позволяющие прямой пересчет *DTB* в *DEB*

Типы активности	Расход энергии
Потребление энергии	
Предел усвоения энергии из пищи	138 кдж/сут
MEC, смесь семян	0.833
MEC, смесь насекомых	0.727
Экскреты, удельная калорийность	14.6 кдж/г
Энергия существования	кдж/сут=87.9−−1.39 T_A
Расход энергии	
Базальный метаболизм	32.4 кдж/сут
Метаболизм в позе готовности действовать	кдж/сут=85.4−−1.47 T_A
Педальная активность	46.9 кдж/сут
Полет	388.4 кдж/сут
Гнездостроение	3.0 кдж/г гнезда
Синтез яиц	14.0 кдж/яйцо
Инкубация	10.9 кдж/сут
Выкармливание птенцов*	кдж/сут=0.21 $n \cdot m$
Линька	7.3 кдж/сут
Миграция	17.3 кдж/сут
Расход энергии на терморегуляцию	
В покое	1.74 кдж/°С · сут
При существовании	1.39 кдж/°С · сут
Энергетическая цена изменения массы тела	
Прибавка массы на 1 г	39.4 кдж/г
Потеря массы на 1 г	25.5 кдж/г

Примечание. * В формуле *n* — число птенцов, *m* — масса птенца.

В таком выражении Уттер (Utter, 1971) принял цену педальной активности за 2×*BM*, полета за 12×*BM*, Джастер и Пителка (Guster, Pitelka, 1972) принимали для лапландского подорожника (Calcarius lapponica) цену дневного покоя за 1.5×*BM*, насиживания за 1.65×*BM*, выкармливания птенцов за 3×*BM*, полета за 12×*BM*, коэффициенты Шарца и Зимема (Schartz, Zimmerman, 1971) для овсянки Spiza americana дают цену дневного покоя равной 1.5×*BM*, кормовой активности 2.6×*BM*; полета 6×*BM*. Коэффициенты Орианса в таком выражении будут: пение 1.9×*BM*, токование 3.4×*BM*, полет 8.5×*BM*.

Позднее Винс и Инис (Wiens, Innis, 1973) упорядочили эти первые системы коэффициентов, и в таком виде их стали использовать многие авторы: сон, отдых, уход за собой, прыжки — 1.0 *EM*, пение, инкубация — 1.1 *EM*, кормежка — 1.3 *EM*, ухаживание — 1.7 *EM*, агрессия — 2.0 *EM*, полет — 6.0 *EM*. Если считать, что *EM*=1,25 ВМ (Kendeigh et al., 1977), то в переводе в *BM* коэффициенты будут соответственно 1.25, 1.37, 1.62, 2.12, 2.50, 7.50. За последние годы стало ясно, что эта система коэффициентов обычно завышает результат по сравнению с прямыми измерениями *DEB*, что объясняется их недостаточной обоснованностью, универсальностью и дробностью (например, покой и педальная активность объединены, что явно завышает цену покоя). Очевидно, что только в том случае, если птица не будет не только петь, ухаживать, насиживать, проявлять агрессивность и летать, но даже и кормиться, ее *DEB* будет равен по этой системе энергии существования. Однако даже в клетке при измерении энергии существования птицы непременно кормятся. Другой недостаток этой

системы — опора ее на *EM* клеточных птиц — показатель, зависящий от температуры среды, в то время как расход энергии при некоторых активностях, например, полете, от температуры среды не зависит (Hart, Berger, 1972).

В последние годы еще несколько авторов предлагали и использовали коэффициенты пересчета бюджетов времени в бюджеты энергии (табл. 3). В одних случаях они оказывались удачны для одного вида, но не удачны для других, а в некоторых случаях не давали удовлетворительного результата даже для того вида, для которого предназначались. В это же время наметились две тенденции. Одна из них — упрощение набора коэффициентов до трех (покой, неполетные активности, полет) и даже двух (неполетные активности и полет). Эта тенденция явно обесценивает метод, т. к. при таком подходе вариации бюджета энергии фактически определяются временем, которое вид проводит в полете. Вторая тенденция — при расчете затрат на терморегуляцию не учитывать время, проводимое в полете. Эта тенденция, несомненно, верная.

Помимо самих коэффициентов, успешность пересчета *DTB* в *DEB* зависит также от выбранной стратегии расчета (модели). Последние модели (Дольник, 1980б; Ettinger, King, 1980; Weathers, Nagy, 1980; Koplin et al., 1980) очень сходны по принципам расчета: коэффициенты выражены через *BM,* расчет затрат на терморегуляцию ведется отдельно, в него не входит время полета, энергия *SDA* не вводится в сумму затрат энергии. Так, модель Дольника (1980) можно представить в виде

$$DEB = \sum (K_i \cdot t_i) \cdot BM/24 + h \cdot (30^\circ - T_A) \ (24 - t_f) + CV \ \Delta m + J + q_r - q_s,$$

где первое слагаемое — сумма произведений коэффициентов для каждой формы активности (K_i) на время, проведенное в этой активности (t_i), умноженная на величину базального метаболизма в час; второе слагаемое — произведение удельной теплопроводности птицы (h) на разность между условной термонейтральной температурой (30°) и среднесуточной температурой среды (T_A) и на 24 час минус время, проведенное в полете (t_f). Далее идут слагаемые: энергетическая цена изменения массы тела ($CV \cdot \Delta m$), энергия скрытых процессов (J), скрытые расходы энергии q_r (на согревание пищи и т. п.), экономии энергии q_s (под солнечными лучами, при гипотремии и т. п.).

В табл. 4 показано, как может расходиться оценка *DEB* одного вида в зависимости от методов расчета.

Новая система коэффициентов для пересчета *DTB* в *DEB*

Наша система (Дольник, 1980б) использует в качестве опорной единицы расход энергии за один час при базальном метаболизме (*BM*). Эта единица удобна по ряду причин: 1) Она отражает минимальный возможный для птицы уровень расхода энергии; 2) Расход энергии при других стандартных активностях и при *BM* имеют степенную зависимость от массы тела птицы с близкими степенными показателями, следовательно, наши коэффициенты не будут зависеть от размеров птиц; 3) Они не зависят от температуры среды; 4) Из всех показателей энергетики птиц *BM* измерен у наибольшего числа видов и эти данные можно использовать при расчетах; 5) Если *BM* не измерен, то его измерение доступно большинству исследователей; 6) Если даже по данному виду измерений нет, *BM* для него может быть с достаточной точностью рассчитан исходя из массы тела птицы (*m,* г) по обобщающим уравнениям (Kendeigh et al., 1977):

Воробьиные, весна, лето:
BM (кдж/ч) $= 0.1553\ m^{0.6884}$

Воробьиные, осень, зима:
BM (кдж/ч) $= 0.1934\ m^{0.6577}$

Неворобьиные, весна, лето:
BM (кдж/ч) $= 0.0988\ m^{0.7282}$

Неворобьиные, осень, зима:
BM (кдж/ч) $= 0.1135\ m^{0.7010}$

Таблица 3

Коэффициенты для пересчета бюджета времени в бюджет энергии (путем умножения на них мощности базального метаболизма), применявшиеся разными авторами

Авторы коэффициентов	Формы активности: ночной сон	дневной отдых	готовность действовать	кормежка	пение	уход за собой	прыжки, плавание	ухаживание	токование	агрессия	гнездостроение	инкубация	выкармливание	все неполетные	полеты
Orians, 1961	1.5	1.5			1.9				3.4						8.5
Schartz, Zimmerman, 1971	1.5			2.6	1.6			2.6		3.0					6.0
Wolf, Hainsworth, 1971	1.0													1.68	6.67*
Utter, 1971	1.0	1.0					2.0								12.0
Guster, Pitelka, 1972	1.0	1.5									1.65	3.0			12.0
Wiens, Innis, 1973	1.25	1.25		1.62	1.37	1.25	1.25	2.5		2.5		1.37			7.5
Utter, LeFebvre, 1973	1.0	1.0												1.5	5.65*
Dwyer, 1975			1.5	2.5		1.5	2.0			3.0					11.6
Holmes et al. 1979	1.0		1.5		2.0	1.5	5.0					1.3			10.0
Aschkenazie, Safriel, 1979	1.0	1.4	1.4	1.9	1.9	1.4	1.9		1.4			3.45			12.0
Ettinger, King, 1980	1.0			2.3			2.1					1.7			7.13
Weathers, Nagy, 1980	1.0													1.5	9.9
Koplin et al. 1980	1.0													1.7	13.7
Дольник, Книжевская, 1980	1.0	1.12												1.3	
Дольник, 1980б	1.0	1.12	1.3	1.3	1.3	1.3	1.6	1.3	1.3	6.0					12.0
Tinbergen, 1981	1.5	1.	1.3	5.0		1.5	5.0								9.9*

Примечание. * Коэффициент для мощности полета расчитывался непосредственно по данным о расходе энергии в полете у данного вида, установленным экспериментально.

Таблица 4

Сравнение эффективности оценок суточного бюджета энергии у свободноживущей пустельги (Falco sparverius), полученных разными методами (по Koplin et al., 1980, с дополнениями)

Оценка *DEB* по потреблению пищи в природе принята за стандарт

Методы и их авторы	*DEB*, кдж/сут	Отклонение от стандарта, ±%
По потреблению пищи в природе		
Koplin et al., 1980	42.9	
По потреблению тем же видом пищи в клетке		
Koplin et al., 1980	40.8	—5
По обобщающим уравнениям		
King, 1974	70.8	+65
Дольник, Кинжевская, 1980	58.5	+36
Kendeigh et al., 1977	46.4	+8
По бюджету времени и коэффициентам пересчета		
Withers, 1977	56.9	+33
Wiens, Innis, 1973	52.4	+22
Mosher, Matray, 1974	52.1	+21
Koplin et al., 1980	51.4	+20
» »	50.7	+18
Holmes et al., 1979	46.1	+7.5
West, DeWolfe, 1974	46.0	+7
Дольник, 1980б	42.8	—0.25
Wakeley, 1978	41.1	—4
Kushlan, 1977	38.2	—11
Dwyer, 1975	25.6	—40
Tarboton, 1978	23.4	—45
Walter, 1979	22.0	—49

Подставив в соответствующее систематической группе и сезону уравнение массу тела птицы, *BM* получают, решая это уравнение путем логарифмирования или как степенное на карманной вычислительной машине.

На первом этапе все входящие в бюджет времени птицы длительности пребывания в каждом типе активности (в часах) умножают на коэффициенты (табл. 5), и результаты складывают. Результат получается в виде определенного числа *BM*. Умножив это число на расход энергии (кдж/ч) при *BM* у данного вида (или птицы данной массы тела), получают *DEB* птицы при условной температуре среды 30° (т. е. фактически просто без затрат энергии специально на терморегуляцию).

На втором этапе к полученному значению *DEB* прибавляют затраты энергии на скрытые процессы в организме (рост, линька, синтез яиц, продуцирование тепла при насиживании) и затраты энергии на терморегуляцию. Затем, в случае необходимости, рассчитывают и вычитают из *DEB* энергию, сэкономленную (при низких температурах среды) при ночевке в укрытиях, групповых ночевках, пребывании на солнце, впадении в гипотермию или, напротив, сэкономленную в результате использования охлаждающих укрытий (при высоких температурах среды).

В табл. 5 типы активности сгруппированы по сходству коэффициентов перевода *DTB* в *DEB*. Расход энергии не на все перечисленные в таблице активности был когда-либо измерен, но в этом нет особой необходимости, т.к. некоторые из этих активностей очень похожи

Таблица 5

Энергетические коэффициенты для пересчета *DTB* в *DEB* при условной температуре среды 30°
(опорная единица — базальный метаболизм, *BM*)

Тип поведения	Коэффициент
Ночной сон	1.0 *BM*
Дневной покой	1.12 *BM*
Поза готовности к действию, настороженность, ориентировочное, исследовательское поведение, тревога, угроза, склевывание, щипание, шелушение, процеживание, скусывание пищи, ритуальное кормление, передача корма и воды птенцам, уход за птенцами, чистка перьев, пение, токование на месте, действия при постройке гнезда (без перемещений корпуса)	1.30 *BM*
Перемещение с помощью ног (ходьба, прыжки, плавание), купание, сбор строительного материала, пищи с перемещением корпуса или с активной обработкой ее, токование с педальным перемещеним, действия при постройке гнезда (с перемещением корпуса), роющая деятельность, скольжение, парение	1.60 *BM*
Снижающийся полет, перепархивание, бег по суше и воде с хлопаньем крыльями, преследования, драки, спаривание, плавание под водой с помощью крыльев, разбег, быстрый бег у нелетающих видов, токовой полет со скольжением	6.0 *BM*
Дальний горизонтальный полет, токовой полет без скольжения	12.0 *BM*
Взлет, трепетание на месте, погоня	16.0 *BM*

на другие, расход энергии при которых изучен, а некоторые занимают так мало времени в *DTB*, что ошибка в оценке их энергетического коэффициента не может существенно повлиять на величину *DEB*.

Рассмотрим теперь аргументы, послужившие для выбора коэффициентов.

Дневной покой. Ашоф и Пол (Aschoff, Pohl, 1970) на основании сравнения данных о потреблении кислорода птицами, находившимися в темноте и термонейтральности в дневное время и ночное время, показали, что базальный метаболизм днем выше, чем ночью. Данные этих авторов, охватывающие немного видов, дали превышение дневного *BM* над ночным на 40%. Однако следует заметить, что авторы выбрали из имеющегося в мировой литературе материала немногие случаи, когда различия между ночным и дневным *BM* были максимальны, и дополнили их собственными измерениями, также преследовавшими цель подчеркнуть различия. В то же время сравнение ночных и дневных *BM* по всему мировому материалу (153 вида) показали, что дневной *BM* выше ночного на 12% (Kendeigh et al., 1977), поэтому для дневного покоя нами принят коэффициент 1.12×*BM*, как наиболее соответствующий всей сумме знаний.

Педальные активности. Обобщенные уравнения зависимостей расхода энергии на педальные активности (прыжки, бег, ходьба, плавание) показывают, что, во-первых, расходуемая мощность растет с увеличением скорости движения, во-вторых, она изменяется в диапазоне 1.3×*BM* — 6×*BM*, а, в-третьих, выдерживаемая птицей длительность движения резко сокращается с увеличением расходуемой мощности (Tucker, 1970; Taylor et al., 1971). Умеренные педальные нагрузки (наиболее соответствующие тем, которыми птицы пользуются в природе) повышают расход энергии в 1.4—2.2 раза. Так, юрок (Fringilla montifringilla) при прыжках со скоростью 1 км/ч (оптимум) расходует 1.6×*BM*, а юла (Lullula arborea) при беге с той же скоростью — 1.4×*BM* (Даргольц, 1975). При температурах среды ниже термоней-

тральности расход энергии при прыжках у птиц составляет около 1.6×*BM* (Kontogiannis, 1968, Pohl, West, 1973, Дольник, 1975). Кряква (Anas platyrhynchos) при скорости плавания 1.8 км/ч расходует 2.2×*BM*, а Anas discors при плавании со скоростью 2.5 км/ч расходует 2.0×*BM* (Prange, Schmidt-Nielsen, 1970, Owen, 1970).

Исходя из этих данных, коэффициент для неторопливой педальной работы выбран равным 1.6×*BM*.

У летающих видов предельно высокие педальные нагрузки приводят к расходу энергии на уровне до 5.7×*BM* (кряква). У нелетающих безкилевых птиц при быстром беге расход энергии достигает уровня вплоть до 10×*BM* — т. е. почти такого же, как в полете у летающих видов птиц (Taylor, Dmi'el, Fedack, 1971). Коэффициент 6×*BM* выбран нами для неполетных активностей, происходящих с максимальной локомоцией и возбуждением — самый быстрый бег по суше и воде, преследование, драки, спаривание, ныряние, разбег. Таким образом, на основе обзора мировых данных о затратах энергии на педальную активность у разных видов мы выбрали коэффициент 1.6×*BM* для длительной легкой педальной активности птиц и коэффициент 6.0×*BM* для короткой, бурной педальной активности, сопровождающейся работой не только мускулатуры ног.

Поза готовности действовать. Введение этой формы активности — один из важных принципов нашей системы коэффициентов. Птица часто не активна в строго локомоторном смысле, но явно не находится в состоянии покоя: ее поза настороженная, перья прижаты, шея напряжена, глаза внимательно следят за обстановкой, она готова в тот же миг прыгнуть, взлететь. Суммарно за сутки эта поза занимает очень существенную часть времени. Данные экспериментов В. Г. Даргольца (1975) показали, что линейная зависимость расхода энергии на педальное движение с разной скоростью при экстраполяции ее на скорость 0 м/с дает расход энергии не на уровне расхода энергии в покое, а на уровне в 1.3 раза выше. Эти данные можно интепретировать как доказательство того, что сама готовность к движению сопровождается повышением метаболизма в 1.3 раза. К такому же выводу приводит и анализ радиотелеметрических данных о частоте сокращений сердца у Larus argentatus (Kanwisher et al., 1978): всякий раз готовность действовать у этих чаек увеличивала частоту пульса в 1.3 раза по сравнению с покоем. На этих основаниях для позы готовности действовать нами был выбран коэффициент 1.3×*BM*.

Выбранное нами значение 1.3 *BM* для позы готовности действовать основывалось первоначально (Дольник, 1980б) исключительно на анализе работы Даргольца и косвенных данных, в то время как существовавшие тогда обобщения принимали значение 1.5 *BM* (Fedak et al., 1974), а для млекопитающих даже 1.7 (Taylor et al., 1970). Теперь Паладино и Кинг (Paladino, King, 1979) пересмотрев эти данные вместе с новыми, появившимися в последние годы, обнаружили, что поза готовности действовать требует расхода энергии на уровне 0.64—1.8 *BM*, а в среднем на уровне 1.2 *BM*. Поскольку в этой работе рассчитывается цена полной неподвижности в идеальном случае, а мы употребляем значение 1.3 *BM* для реальных случаев, когда некоторая подвижность частей тела сохраняется, наша оценка остается справедливой.

Активности с низким расходом энергии. Современные данные (Даргольц, 1975; Paladino, King, 1979) показывают, что перемещение тела с помощью ног возможно уже при возрастании расхода энергии до уровня 1.4 *BM*, причем не связанный с ценой транспорта тела компонент метаболизма (метаболизм, рассчитанный при принятии скорости движения равной нулю) составляет 1.2 *BM*, а чистый расход энергии на транспорт может быть так мал, как 0.2 *BM*. Поэтому чистый расход энергии на не сопровождающиеся переносом массы тела активности, видимо, менее 0.2 *BM*, т. к. масса участвующей в таких активностях мускулатуры явно меньше массы ее, участвующей при педальных перемещениях. Приняв чистую цену таких активностей за 0.1 *BM*, получаем полный расход энергии при них на уровне 1.3 *BM*. Это значение принято в нашей системе коэффициентов для большого набора движений птиц, таких как склевывание пищи, позы угрозы, тревоги, ориентировки, передача корма партнеру или птенцам, чистка оперения, пение, формирование гнезда, смена поз при токовании на месте и т.п. активностей, не сопровождающихся педальной или крыловой активностью, или сопровождающихся ими, но столь слабо, что не происходит переноса тела в пространстве.

Полетные активности. Расход энергии в полете к настоящему времени изучен более чем у двух десятков видов птиц. У видов, приспособленных к длительному полету, затраты энергии в полете составляют у стрижа Apus apus 4.2×*BM*, у ласточек Delichon urbica 3.1×*BM*, Hirundo rustica, 4.3×*BM*, Progne subis 5.5×*BM* (Люлеева, 1970, Utter, LeFebvre, 1970). Такой экономичный полет обеспечивается глубокой специализацией к нему морфологии в ущерб иным ее приспособлениям (Дольник, 1969). Поэтому у видов, для которых полет лишь транспортная необходимость и занимает десятки минут в сутки, расход энергии в полете выше, причем экспериментальные данные группируются вокруг значения 12×*BM* (Дольник, 1969, 1975; Berger, Hart, 1974; Kendeigh et al., 1977). Это значение принято в нашей системе коэффициентов для линейного полета не специализированных к питанию в воздухе видов. (Существует представление о более крутой, чем у *BM*, зависимости энергии полета (Tucker, 1974), однако оно завышает мощность у крупных птиц до заведомо невозможных значений).

Помимо высокого аэродинамического качества, источником снижения средней расходуемой в полете мощности может быть большее или меньшее использование видом скольжения и парения. Так, ласточки Delichon urbica в зависимости от обстановки и потребностей, проводят в этом типе полета от 90% до 38% общего времени полета (Bryant, Westersterp, 1980); пустельга Elanius caeruleus — 57.4% времени горизонтального полета (Tarboton, 1978), а многие крупные птицы еще больше. В позах скольжения и парения лобовое сопротивление ниже, чем при машущем полете. Но главная особенность парения — использование внешних источников энергии. Атмосфера вследствие турбулентности, восходящих потоков, ветров и вертикального градиента ветра — богатая энергией среда, и эта энергия используется при парении. Очевидно, что при определении бюджета времени время, проведенное в машущем полете, в скольжении и парении, должно регистрироваться раздельно, а при расчетах бюджета энергии парение и скольжение должны иметь свой коэффициент пересчета.

При парении и скольжении мускульные усилия связаны лишь с управлением полетом, а не с созданием подъемной силы, поэтому расход энергии в таком полете может быть близок даже к расходу ее в позе готовности действовать или такой же, как при умеренной педальной активности. Экспериментальные данные (в основном радиотелеметрия частоты сокращения сердца) поддерживают этот вывод: у серебристой чайки (Larus argentatus) частота сердца в покое 160 $мин^{-1}$, в позе готовности действовать 240, в машущем полете 510, а при скольжении 230—260, то есть как в позе готовности действовать (Kanwisher et al., 1978). Другие авторы оценивают расход энергии при парении как $^1/_4$ от активного полета (Baudinette, Schmidt-Nielsen, 1974, Pennycuick, 1972). У аиста Ciconia alba в парящем полете частота сердца в 2.37 раза выше, чем в покое и в 4.34 ниже, чем при машущем полете; у канюка Buteo buteo эти соотношения 2.85 и 1.86 (Кесспайк и др., 1981). Таким образом, расход энергии при парении и скольжении колеблется в пределах 1.3—3 *BM*, и у крупных птиц он, видимо, ниже, чем у мелких. В нашей системе для парения и скольжения принят средний коэффициент $1.6 \times BM$.

Есть и другой путь оценки средней стоимости полета у много летающих видов. Более 15 лет назад мы утверждали, что между среднесуточными затратами энергии на полет, стоимостью полета и величиной энергии существования должна быть простая связь: первые не могут быть больше третьей, и поэтому чем больше летает вид, тем ниже должна быть у него цена полета (Дольник, Блюменталь, 1964). Тогда же на основе этого суждения были предсказаны затраты энергии в полете ласточками и стрижами, которые позднее подтвердились. Позднее (Дольник, 1969) было предложено уравнение, связывающее среднесуточную длительность данной активности (T, доля суток) с ее энергетической ценой (E_f), выраженной как х через отношение E_f/EM:

$$T = e^{-(x-1)}$$

где e — основание натуральных логарифмов. Теперь мы можем воспользоваться этим уравнением для нахождения цены полета (xBM), если нам известно среднее время полетов за сутки (t_f) у данного вида, и его EM. Вместо EM будем использовать эквивалентный ей DEB, выразив его через число BM данного вида, то есть DEB/BM. Соответственно расход энергии в полете E_f выразим как E_f/BM и обозначим как xBM. Долю суток, проводимую в полете (T), выразим в часах полета за 24 часа: $T = t_f/24$. Тогда уравнение приобретет вид:

$$t_f/24 = e^{-\left(\frac{xBM}{DEB/BM} - 1\right)}$$

Из этого уравнения находим, что xBM описывается уравнением

$$XBM = DEB \quad BM^{-1} (\ln t_f \cdot 24^{-1} - 1)$$

Как будет показано ниже, в среднем у птиц $DEB = 2.5\ BM$. Тогда

$$XBM = 2.5 (\ln t_l \quad 24^{-1} - 1)$$

На рис. 1 нанесена линия, соответствующая этой зависимости, и экспериментальные данные об энергетической цене полета у много летающих видов. Обнаруживается хорошее соответствие между предполагаемым соотношением и экспериментальными данными. Это позволяет в нужных случаях, зная среднюю длительность полетов у вида,

летающего более 1 часа в сутки, рассчитывать ожидаемую цену его полета.

При предельных нагрузках кратковременно расход энергии в полете может достигать уровня 16—20 $\times BM$ (Дольник, 1969, 1975). В нашей системе коэффициентов цена кратковременных полетов в тяжелом режиме принята равной 16 $\times BM$.

Цена скрытых физиологических реакций

Во многих случаях рассчитанный по бюджету времени бюджет энергии включает в себя все расходы организма. Но затраты энергии на такие процессы, как рост, синтез яиц и насиживание должны рассчитываться отдельно и прибавляться к *DEB*, рассчитанному по бюджету времени. Ниже приводятся методы расчета затрат продуктивной энергии на эти процессы.

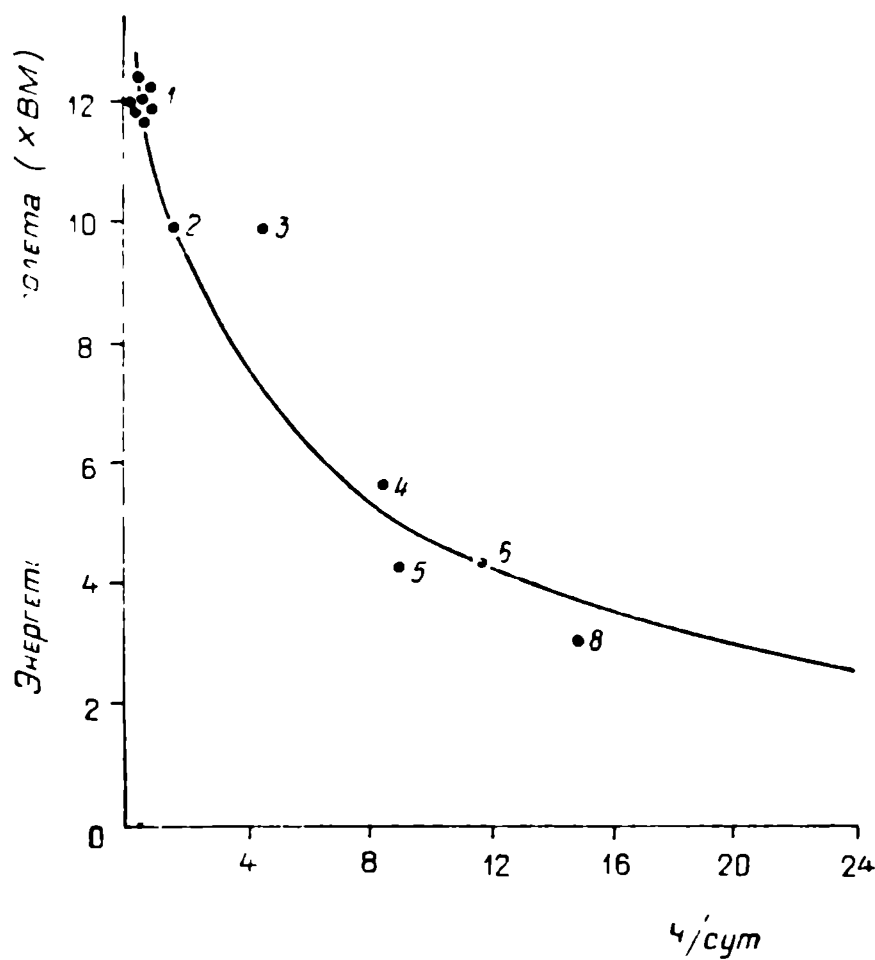


Рис. 1. Зависимость расходуемой в полете мощности (выражена в числе *BM*) от времени, проводимого в полете за сутки у разных видов.

1 — виды, летающие менее одного часа в сутки; *2* — Sturnus vulgaris, *3* — Larus atricilla; *4* — Progne subis; *5* — Delichon urbica; *6* — Hirundo rustica; *7* — Apus apus; *8* — Delichon urbica (цитирования см. Дольник, 1975). Линия соответствует теоретическому уравнению: $xBM=2.5(lnT^{-1}—1)$.

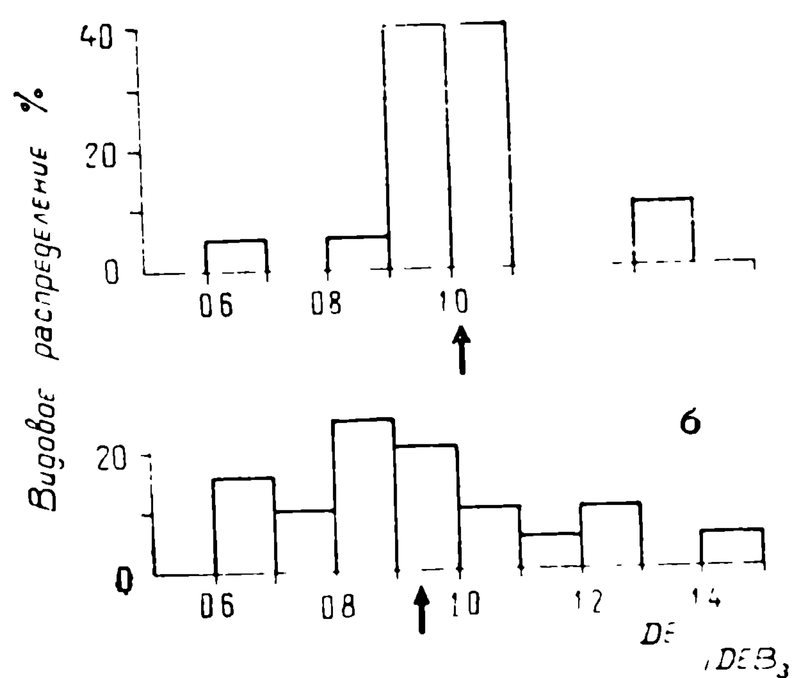


Рис. 2. Проверка эффективности метода оценки бюджета энергии свободноживущих птиц по их бюджету времени DEB_1 другими независимыми методами (названия видов см. табл. 6).

а — процентное распределение отклонений от отношения 1:1 между DEB_1 и независимыми оценками другими методами, DEB_2; *б* — процентное распределение отклонений от отношения 1 : 1 между DEB_1 и DEB_3, предсказываемыми, исходя из массы тела и температуры среды уравнениями Kendeigh et al., 1977.
Вертикальные стрелки указывают степень совпадения средних по 20 видам значений.

Рост тела. Калорийность живой биомассы растущих молодых птиц составляет в среднем 7,54 кдж/г, а эффективность синтеза биомассы 0.7; поэтому цена дополнительного прироста биомассы может быть принята равной 10,84 кдж/г увеличения массы тела птицы (Kendeigh et al., 1977). Изменение массы тела должно устанавливаться взвешиванием, причем в некоторых случаях можно воспользоваться данными об изменении массы тела других молодых особей в популяции.

Синтез яиц. Коэффициент эффективности синтеза яиц 0.77 (Brody, 1945). Масса яйца и их число обычно легко устанавливаются; удельная калорийность яиц многих птиц известна. Это позволяет рассчитать полные затраты энергии на синтез яиц. В настоящем сборнике в статье Т. В. Дольник и В. Р. Дольника приведены все необходимые для этого данные и уравнения, позволяющие расчитывать расход энергии на синтез яиц очень аккуратно, поэтому в нашей статье этот метод не пересказывается.

Инкубация. В настоящее время представления биоэнергетиков о затратах энергии на инкубацию расходятся из-за недостатка экспериментальных данных. Одни

авторы (Kendeigh et al., 1977; Drent, 1973) оценивают расход на инкубацию величиной порядка 1/3 суточного расхода энергии при *BM*. Другие авторы (King, 1973) считают, что расход энергии на инкубацию пренебрежимо мал. Очевидно, что вопрос требует дальнейшего изучения. В нашей системе коэффициентов принято (по крайней мере, в отношении мелких птиц), если затраты на инкубацию не установлены, прибавлять насиживающей птице к *DEB* величину, равную 1/3 суточного расхода энергии на *BM*.

Линька. Линька сопровождается дополнительным расходом энергии как на синтез нового оперения (с низкой эффективностью синтеза), так и на дополнительную теплопродукцию в связи с ухудшением теплоизолирующих свойств оперения. Предполагают, что эффективность синтеза прямо пропорциональна содержанию цистина и цистеина в диете (Гаврилов, Дольник, 1974; Kendeigh et al., 1977). При растительной диете дополнительный расход энергии составляет 448,0 кдж/г синтезируемого оперения, а при животной диете — 238.7 кдж/г.

Зная массу сменяемого за линьку оперения и продолжительность линьки, можно рассчитать массу синтезируемого за сутки оперения и, умножив ее на одно из приведенных выше чисел (или на промежуточное при смешанной диете), получить дополнительные затраты энергии на синтез оперения. Это количество килоджоулей прибавляют к *DEB* линяющих птиц. Масса оперения птицы может быть либо установлена взвешиванием, либо заимствована из литературных данных, либо рассчитана (при полной линьке) по уравнению (Turček, 1966)

$$\text{масса оперения (г)} = 0.09\ m^{0.95},$$

где m — масса тела птицы, г.

Дополнительный расход энергии на терморегуляцию

При температурах среды ниже 30° часть энергии расходуется специально на теплопродукцию, поддерживающую температуру тела. Этот дополнительный расход энергии должен быть рассчитан и прибавлен к *DEB*. Для этого нужно знать удельную теплопроводность птицы, температуру среды и время, в течение которого должно было образовываться дополнительное тепло.

Удельная теплопроводность птиц. Этот показатель измерен у многих видов птиц, и если такие данные существуют (сводку см. Kendeigh et al., 1977), их можно использовать. Если удельная теплопроводность данного вида неизвестна, она может быть рассчитана (как для средневзвешенной птицы с такой массой тела) по обобщающим уравнениям зависимости удельной теплопроводности птиц (h_1) при существовании в клетке от массы их тела (m, г) с учетом систематической принадлежности и сезона (Kendeigh et al., 1977):

Воробьиные, весна, лето:

$$h_1\ (\text{кдж/°C сут}) = 0.7993\ m^{0.2162}$$

Воробьиные, осень, зима:

$$h_1\ (\text{кдж/°C сут}) = 0.6578\ m^{0.2427}$$

Неворобьиные, весна, лето:

$$h_1\ (\text{кдж/°C сут}) = 1.1560\ m^{0.2818}$$

Неворобьиные, осень, зима:

$$h_2\ (\text{кдж/°C сут}) = 0.7340\ m^{0.3265}$$

Полученный коэффициент h_1 умножают на разность между 30° и среднесуточной температурой среды и на долю суток, в течение которых должно было продуцироваться тепло. В простейшем случае это полные сутки, но в случае, если учитываются экономящие энергию формы активности, множитель может быть меньше (см. ниже).

В некоторых случаях, например, если ночь очень длинная, или суточный перепад температур большой (и днем температуры среды равны термонейтральным для данного вида), или днем птицы много летают или сидят в гнезде с подросшими птенцами и т. п., оказывается, что в дневное время затрат на терморегуляцию нет (или они малы), а ночью они есть. Тогда правильнее ночные затраты (и малые по величине дневные) рассчитывать, перемножая долю суток, в течение которой были затраты, разность температур между нижней границей термонейтральности у данного вида и температурой среды в это время суток и удельную теплопроводность птицы в покое (h_2).

Удельная теплопроводность в покое у многих птиц измерена, и эти данные могут быть использованы (сводку см. Kendeigh et al., 1977); средневзвешенная удельная теплопроводность птицы в покое может быть также вычислена, исходя из массы ее тела (m, г), систематического положения и сезона по уравнениям (Kendeigh et al., 1977):

Воробьиные, весна, лето:

$$h_2 \text{ (кдж/°С сут)} = 0.3542\ m^{0.5315}$$

Воробьиные, осень, зима:

$$h_2 \text{ (кдж/°С сут)} = 0.3048\ m^{.05427}$$

Неворобьиные, весна, лето:

$$h_2 \text{ (кдж/°С сут)} = 0.2701\ m^{0.5734}$$

Воробьиные, осень, зима:

$$h_2 \text{ (кдж/°С сут)} = 0.1913\ m^{0.5886}$$

Температура среды. Для теплоотдачи важна температура непосредственно окружающей птицу среды. Эта температура благодаря особенностям поведения птиц может принципиально отличаться от «метеорологической» температуры в районе исследования. Иногда для установления температуры среды достаточно измерять ее именно в тех местах, где большую часть времени держится птица. Но в некоторых случаях, когда существенную часть времени птицы проводят в укрытиях (под снегом, в норах, дуплах и т. п.), измерение температуры среды в укрытии, когда там находится птица, требует особой работы. Очень сложна оценка реальной температуры среды в отношении водных птиц.

Особую проблему составляет оценка влияния ветра на теплоотдачу. При умеренных и низких температурах среды птицы в естественной обстановке умело избегают воздействия ветра, поэтому первая проблема — это оценить скорость ветра, воздействующего на птицу (она может быть совсем иная, чем «метеорологическая» скорость ветра в данной местности). Вторая проблема — это оценка того, на сколько увеличение скорости ветра увеличивает теплоотдачу. Немногие работы в этой области (Birkeback, 1966; Porter, Gates, 1969; Gessaman, 1972) недостаточны для установления количественной зависимости между скоростью ветра и увеличением теплоотдачи у живых птиц. Видимо, теплоотдача возрастает пропорционально корню квадратному из скорости ветра. Такую же проблему создает дождь, если он увлажняет оперение. Очевидно, что если среднесуточная температура среды будет установлена как среднее из тех температур, которые в действительности окружают птицу, оценка затрат на терморегуляцию будет более точной по сравнению с расчетом их на основе «метеорологической» среднесуточной температуры в данном месте.

Длительность затрат на терморегуляцию. Часть времени суток птицы могут не расходовать энергию на терморегуляцию, т. к. по правилу компенсации Рубнера они в это время могут использовать побочную теплопродукцию работающих мышц. В полете теплопродукция грудных мышц достаточна для поддержания температуры тела в широком диапазоне температур среды (Дольник, 1969; Tucker, 1968; Hart, Berger, 1972). Поэтому время, проведенное в полете, можно вычитать из 24 час при расчете суточных затрат энергии на терморегуляцию.

В полете в течение нескольких секунд температура тела возрастает на 2—4°, а после полета, пока она снижается до неполетного уровня, терморегуляционные затраты энергии отсутствуют. Так как известна масса тела птицы (m, г), ее теплоемкость ($c = 0.00335$ кдж/°С · г), и зависимость теплопроводности птицы от массы ее тела (h_2 в приведенных выше уравнениях), то время остывания при температуре среды T_A от полетной температуры тела T_1 до неполетной температуры T_2 может быть рассчитано:

$$t \text{ (сут)} = \frac{c \cdot m \cdot (T_1 - T_2)}{h_2 \ (T_1 - T_2) : 2 - T_A}$$

Полученная величина t (доля суток) умножается на число отдельных полетов в день длительностью более нескольких минут каждый и вычитается из времени, в течение которого происходили затраты энергии на терморегуляцию.

При педальной локомоции побочное тепло используется не всегда; кроме того, локомоция часто сопровождается прижиманием перьев, увеличивающим теплоотдачу (West, Hart, 1966; Kontogiannis, 1968; Pohl, 1969; Owen, 1970; Даргольц, 1975), поэтому при расчетах затрат энергии на терморегуляцию время, затраченное на педальные активности, не исключается из доли суток, когда были терморегуляционные затраты энергии. Однако при низких температурах оно может исключаться.

Инсоляция. Солнечная инсоляция сокращает теплоотдачу и птицы часто используют этот эффект. Его оценка при расчете бюджета энергии составляет определенные трудности, но им не следует пренебрегать, если птицы явно и длительно используют инсоляцию. Потоки радиации составляют (дж/см² · мин): солнца 3.35—5.86, неба 0.84—1.26, инфракрасная атмосферы 1.67—2.51, растений и почвы 1.67—3.35. Полный поток, следовательно, варьирует от 6.7 до 13.0. Поглощающая способность оперения белых птиц составляет около 35%, а серых, бурых или черных — 70—90% (Kendeight et al., 1977). Следовательно, для последних при потоке инсоляции 9.84 дж/см² · мин приток тепла составляет 7.87 дж/см² · мин или 0.473 кдж/см² · ч. Поверхность тела птицы (в см²) равна 10 $m^{0.67}$, где m — масса тела, г. Одновременно инсоляции подвергается около половины поверхности тела. Отсюда приток радиационной энергии к птице равен

$$Q, \text{ кдж/ч} = 2{,}366\ m^{0{,}67}$$

Теплопроводность же птиц (сезоны и систематические группы объединены) составляет

$$h, \text{кдж}/°\text{C} \quad \text{ч} = 0{,}113 \; m^{0{,}56}$$

Разделив первое уравнение на второе, узнаем, какому изменению температуры среды эквивалентно для метаболизма птицы ее пребывание на солнце:

$$\Delta t, °C = 21 \; m^{0{,}11}$$

Малость степенного показателя 0.11 позволяет им пренебречь. Тогда можно считать, что при использовании солнечной радиации птицами нижняя граница термонейтральности может сдвинуться на 20° в сторону более низких температур. Тогда при расчетах затрат энергии на терморегуляцию за время, в течение которого птица грелась на солнце, температуру среды можно считать на 20° выше, чем она была в тени.

Экспериментальные измерения эффекта инсоляции еще немногочисленны, но подтверждают возможность такого вывода. Так, кардинал (Cardinalis cardinalis) при температуре среды —5° имел на солнце такой же расход энергии, как в тени в термонейтральной зоне при температуре среды 18° (Porter, Gates, 1969). У серебристой чайки солнечная инсоляция сокращала теплоотдачу на 5% при температуре среды 15°, а при —5° — на 29%; нижняя граница термонейтральной зоны сдвигалась с 17° до —5° (Lustick et al., 1979).

Ночью, особенно при отсутствии облачности, потери тепла радиацией сильно возрастают, т. к. разность температур тела и открытого неба (≈—20°) очень велика. Расположение гнезд в местах, закрывающих их от небесной полусферы, а также ночевка под прикрытием выступов, кроны, листьев, травы резко понижает радиационные потери (Calder, 1974).

Скучивание. Птицы экономят тепло, образуя тесно сомкнутые группы (попарно, линейную, круговую и даже шаровую). Экспериментальные оценки достигаемого при этом эффекта (Kendeigh et al., 1977), а также физические модели позволяют считать, что парная ночевка сокращает расход на терморегуляцию на 20%, в группе из трех и более птиц экономится 30% тепла, а в круговых и шаровых группах 40% тепла. На эти коэффициенты нужно умножить расход энергии на терморегуляцию в соответствующие часы, если такое поведение имело место. Ночевка родителей в гнезде с подросшими птенцами снимает необходимость тратить энергию на терморегуляцию.

Гипотермия. Снижение температуры тела уменьшает расход энергии на терморегуляцию. Поэтому если гипотермия имела место, и температура тела (T_B) известна, затраты энергии в эти часы нужно умножить на коэффициент (с):

$$c = (T_B - T_A)/(40 - T_A)$$

где T_A — температура среды, T_B — температура тела при гипотермии, а 40° — условная нормальная температура тела.

Расчет полного бюджета энергии

Расчет полного бюджета энергии состоит, таким образом, из следующих операций:

1. Пересчет *DTB* в *DEB* при условной температуре 30°.
2. Расчет на основе измерений (или табличных данных, или обобщающих уравнений) затрат энергии на скрытые процессы.
3. Оценка целесообразности одного из двух путей расчета дополнительных затрат энергии на терморегуляцию: за сутки целиком или частями, зависящими от смены условий и поведения птиц.
4. Расчет дополнительных затрат энергии на терморегуляцию, исходя из температур среды и теплопроводности птиц.
5. Оценка возможных путей экономии расхода тепла путем: а) использования побочного тепла в полете, б) послеполетного остывания, в) использования укрытий, г) скучивания, д) использования солнечной инсоляции, е) гипотермии.
6. Расчет количества сэкономленного тепла благодаря каждому действию и суммирование экономий.
7. Окончательный расчет затрат энергии на терморегуляцию путем вычитания сэкономленной энергии из величины, вычисленной в пункте 4.
8. Окончательный расчет *DEB* путем суммирования результатов расчета по пунктам 1, 2 и 7.

Пути проверки получаемых *DEB*

Существуют три пути проверки получаемых для диких птиц *DEB*.

Первый путь — это сравнение величин *DEB*, полученных для тех же птиц двумя разными способами. Этот путь широко использован в настоящем сборнике, и итоги его будут приведены ниже.

Второй путь — это сравнение полученного для данного вида *DEB* со всеми данными, накопленными в литературе по другим видам. Сравнение возможно благодаря тому, что по уже имеющимся данным вычислено уравнение зависимости *DEB* от массы тела птиц. Такое уравнение впервые по 18 данным рассчитал Кинг (King, 1974). Позднее уравнение было пересчитано по более обширному (44 данных о птицах массой тела от 4.8 до 5000 г) материалу и приобрето такой вид (Дольник, Кинжевская, 1980):

$$DEB \text{ (кдж/сут)} = 12.06\ m^{0.63}$$

Подставляя в это уравнение массу тела птицы (*m*, г) можно рассчитать ее ожидаемый *DEB* и сравнить его с полученным в опыте.

Третий путь — это сравнение полученного *DEB* с ожидаемым на основании изучения энергии существования у содержавшихся в клетках птиц (*EM*). Об энергии существования клеточных птиц многих видов есть данные (см. Kendeigh et al., 1977). Кроме того, этими же авторами вычислены уравнения зависимости *EM* (кдж/сутки) от массы тела птицы (*m*, г):

Период размножения и линьки

Воробьиные	Неворобьиные
30°C $EM = 6.121\ m^{0.6880}$	30°C $EM = 4.472\ m^{0.6637}$
0°C $EM = 20.805\ m^{0.5105}$	0°C $EM = 17.342\ m^{0.5444}$

Период зимовки и миграций

Воробьиные	Неворобьиные
30°O $EM = 6.465\ m^{0.6601}$	30°C $EM = 6.092\ m^{0.6256}$
0°C $EM = 18.578\ m^{0.5224}$	0°C $EM = 17.719\ m^{0.5316}$

Для вычисления *EM* массу тела птицы нужно подставлять в соответствующую сезону и систематическому положению пару уравнений, что даст ожидаемые *EM* птицы при температуре среды 30° и 0°. По этим значениям рассчитывается температурная поправка (теплопроводность, кдж/°C сут) для птицы данной массы тела путем деления на 30° разности между *EM* при 0° и *EM* при 30°. Используя поправку и одно из значений *EM* (при 0° или 30°) рассчитать *EM* для той температуры среды, при которой жила птица.

Для периодов года, когда у птиц были продуктивные затраты (размножение, линька, миграции), для получения *DEB* к *EM* нужно прибавить надбавку на продуктивные процессы. Надбавка рассчитывается как процент от *EM* по уравнению

$$\%EM = 34 - 0.95T_A$$

где T_A — температура среды.

Возможность использования данных о *EM* содержащихся в клетках птиц для вычисления *DEB* свободноживущих птиц основана на гипотезе о том, что величина суточного бюджета энергии — это присущее птице свойство (Дольник, 1975). В естественной обстановке птица расходует весь свой суточный бюджет энергии на необходимую ей для жизни активность и часто использует приемы, позволяющие расходовать энергию экономно. В клетке, возможно, для поддержания жизни птице было бы достаточно меньшего количества энергии, но она все же расходует остальную часть *DEB* на спонтанные локомоции, а также не пользуется экономящими энергию приемами.

Первые итоги изучения DEB свободноживущих птиц

Изучение *DEB* свободноживущих птиц только началось, но уже первые результаты позволяют проверить некоторые гипотезы и сделать ряд далеко не самоочевидных заключений.

Таблица 6

Сравнение разных методов оценки бюджетов энергии свободноживущих птиц

№№	Виды, полы	Характеристики			DEB, кдж/сут			Соотношения			
			температура, °С[2]	EM[3] в клетке, кдж/сут	DEB_1, расчет по DTB	DEB_2, независимый метод	DEB_3, прогноз по уравнениям Kendeigh et al., 1977	$\frac{DEB_1}{BM}$	$\frac{DEB_{30}}{BM}$	$\frac{DEB_1}{DEB_2}$	$\frac{DEB_1}{DEB_3}$
1	Anser erythropus	W	5		892	901	801	1.93	1.45	0.99	1.11
2	Falco sparverius	W	9	171**	179	180	194	2.31	1.48	0.99	0.92
3	Elanius leucurus	W	9		438	474	340	2.75	2.17	0.92	1.29
4	Elanius caeruleus	W	~11		416	417	278	3.24	2.63	1.0	1.50
5	Tetrao urogallus	W	—8*	1410	1621	1631	1557	1.79	1.17	0.99	1.04
6	Tetrao parvirostris	W	—12*		856	921	1237	1.35	1.05	0.93	0.69
7	Lyrurus tetrix	W	—8*	664	664	664	664	1.69	1.13	1.00	1.00
8	Bonasa bonasia	W	—8*		338	352	499	1.67	1.08	0.96	0.68
9	Bonasa bonasia	W	—12*		452	418	534	2.48	1.07	1.08	0.85
10	Lagopus lagopus	W	—12*	507	515	486	610	2.14	1.07	1.06	0.84
11	Lagopus mutus	W	—12*		423	324	539	2.09	1.07	1.31	0.78
12	Calidris pusilla ♂, ♀	S, B	2.5		134	139	139	5.25	2.72	0.96	0.96
13	Dendrocopos major	W	—5*	182	161	160	213	2.16	1.19	1.01	0.76
14	Delichon urbica ♂, ♀	S, N	19	72.4*	71.2	77.4	79.5	2.40	2.30	0.92	0.90
15	Progne subis ♂, ♀	S, B	20		164.5	163.7	128.6	2.95	2.70	1.00	1.28
16	Nucifraga caryocattactes	W	—44		307	229	353.4	2.42	1.20	1.34	0.65
17	Perisoreus infaustus	W	—40	224**	255	232	280	2.73	1.05	1.10	0.83
18	Parus cinctus	W	—40		75.6	69.5	86.3	2.90	1.09	1.09	0.88
19	Phainopeplas nitens ♂, ♀	S	24	45.6***	51.8	79.1	64.6	1.94	1.57	0.66	0.80
20	Motacilla alba	W	~5	75.3	75.0	86.2	77.3	2.42	1.34	0.87	0.97

Примечания. [1] W — зима, S — лето; B — размножающиеся птицы, N — выкармливающие птенцов; [2] — звездочкой отмечены случаи, для которых температура оценена с учетом времени, проведенного в убежищах, и температуры в них; [3] — не отмеченные звездочками случаи обозначают, что данные о EM этих видов содержатся в сводке Kendeigh et al. (1977) одна звездочка — измерено нами, прибавлена ожидаемая величина продуктивной энергии (9.2 кдж); три звездочки — EM измерены авторами.

Источники сведений о DTB и DEB_2: Воробьева, наст. сб. (вид. 1); Бардин, наст. сб. (13); Андреев, 1977, 1978, 1980 (6, 9, 10, 11, 16, 17, 18); Потапов, наст. сб. (5, 7, 8), Koplin et al., 1980 (2, 3); Tarboton, 1978 (4); Ashkenasie, Safriel, 1979 (12); Дольник, Кинжевская, 1980 и Bryant, Westerterp, 1980 (14); Utter, Lerebvre, 1973 (15); Weathers, Nagy, 1980 (9); Davies, 1981 (20).

Универсальность коэффициентов пересчета бюджета времени в бюджет энергии

Представленные в настоящем сборнике первые работы, выполненные с применением предложенных нами коэффициентов, показали их широкую применимость, т. к. полученные на их основе *DEB* совпали по величине с *DEB*, полученными другими экспериментальными методами. В литературе имеется еще некоторое количество исследований, содержащих одновременно сведения о бюджете времени и *DEB*, измеренном независимым методом. Мы пересчитали эти бюджеты в *DEB* с применением нашей системы коэффициентов. Таким образом, мы получили в общей сложности данные о 20 видах птиц, *DEB* которых был определен каким-либо независимым методом и параллельно оценен нашим методом по бюджету времени. Эти данные, охватывающие весьма разных птиц как по систематическому положению (6 отрядов), так и по размерам (от 14 г до 4 кг), сезону, температурам среды обитания (от —44° до 24°) и образу жизни, позволяют произвести проверку эффективности нашего метода расчета *DEB* по *DTB* (табл. 6).

Прежде всего проверим совпадения рассчитанных по бюджету времени DEB_1 с полученными другими методами DEB_2 и предсказанными на основе обобщающих уравнений DEB_3 (рис. 2). У 16 видов из 20 DEB_1 и DEB_2 совпали в пределах ±10%. Средние значения по 20 видам совпали как 1 1. Это совпадение можно считать полным, т. к. и независимые методы сами имеют погрешности. У трех видов расхождение достигало ±30%, а у одного 13%.

Этот последний случай (Motacilla alba) почти несомненно объясняется ошибкой в оценке DEB_2 по числу клевков. Расхождение у Phainopepla nitens, для которой DEB_2 был получен надежным методом дважды тяжелой воды, по мнению авторов работы, объясняется тем, что птицы находились на солнце, перегревались и тратили энергию на терморегуляцию охлаждения, а затраты на нее метод пересчета бюджетов времени в бюджеты энергии не учитывал. У Lagopus mutus тоже, возможно, завышен DEB_2. У кедровки же Nucifraga caryocattactes, возможно, завышен DEB_1 за счет введения больших затрат на терморегуляцию, чем они есть в действительности у этого очень адаптированного к суровым зимам вида.

Совпадение DEB_1 с предсказанными DEB_3 на основе обобщающих уравнений менее точное, хотя достаточно большое (у 6 видов в пределах ±10%, у 12 видов в пределах ±20%), учитывая то, что уравнения нивелируют видовую специфику энергетики. Большее совпадение между DEB_1 и DEB_2 по сравнению с совпадением DEB_1 и DEB_3 показывает, что метод *DTB* — *DEB* в верном направлении учитывает видовые и конкретные различия в энергетике птиц. Очень показательно, что среднее значение DEB_3, основанных на изучении энергетики птиц в клетках, оказалось на 6% выше (а не ниже!) средних значений DEB_1 и DEB_2 свободноживущих птиц.

По 8 видам есть данные о *EM* тех же видов в клетках (к которым в табл. 6 прибавлены соответствующие ожидаемые величины продуктивной энергии в случаях, если птицы находились в состоянии размножения). Эти величины в среднем оказались лишь на 5% ниже, чем *DEB* тех же видов в природе, и расхождение между DEB_4 и DEB_1 ни разу не вышло за пределы ±15%. Эти результаты еще раз подтверждают верность нашей точки зрения о том, что у клеточных птиц сохраняется *DEB*, по величине близкий к свободноживущим.

Теперь проведем анализ метода в отношении влияния на его эффективность времени, проводимого видом в полете, и температуры среды.

Влияние времени полета. Наша модель расчета исходит из положения, что расход энергии на полет входит в энергию существования вида, поэтому, если мы не правы, то эффективность нашего расчета будет понижаться по мере перехода от мало летающих видов к много летающим. На рис. 3 представлены за-

висимости DEB_2 и DEB_1 от времени, проводимого видом в полете. Видно, что DEB много летающих видов лежат в пределах вариации DEB у малолетающих видов. Здесь и далее мы будем сравнивать виды по показателю DEB/BM, который позволяет избавиться от влияния разных размеров птиц разных видов. На рис. 4 в зависимости от времени, проводимого в полете, представлены отношения DEB_1/DEB_2 и DEB_1/DEB_3, то есть точности совпадения оценок DEB нашим методом с оценкой их другими методами и с прогнозом на основе уравнений. В обоих случаях не обна-

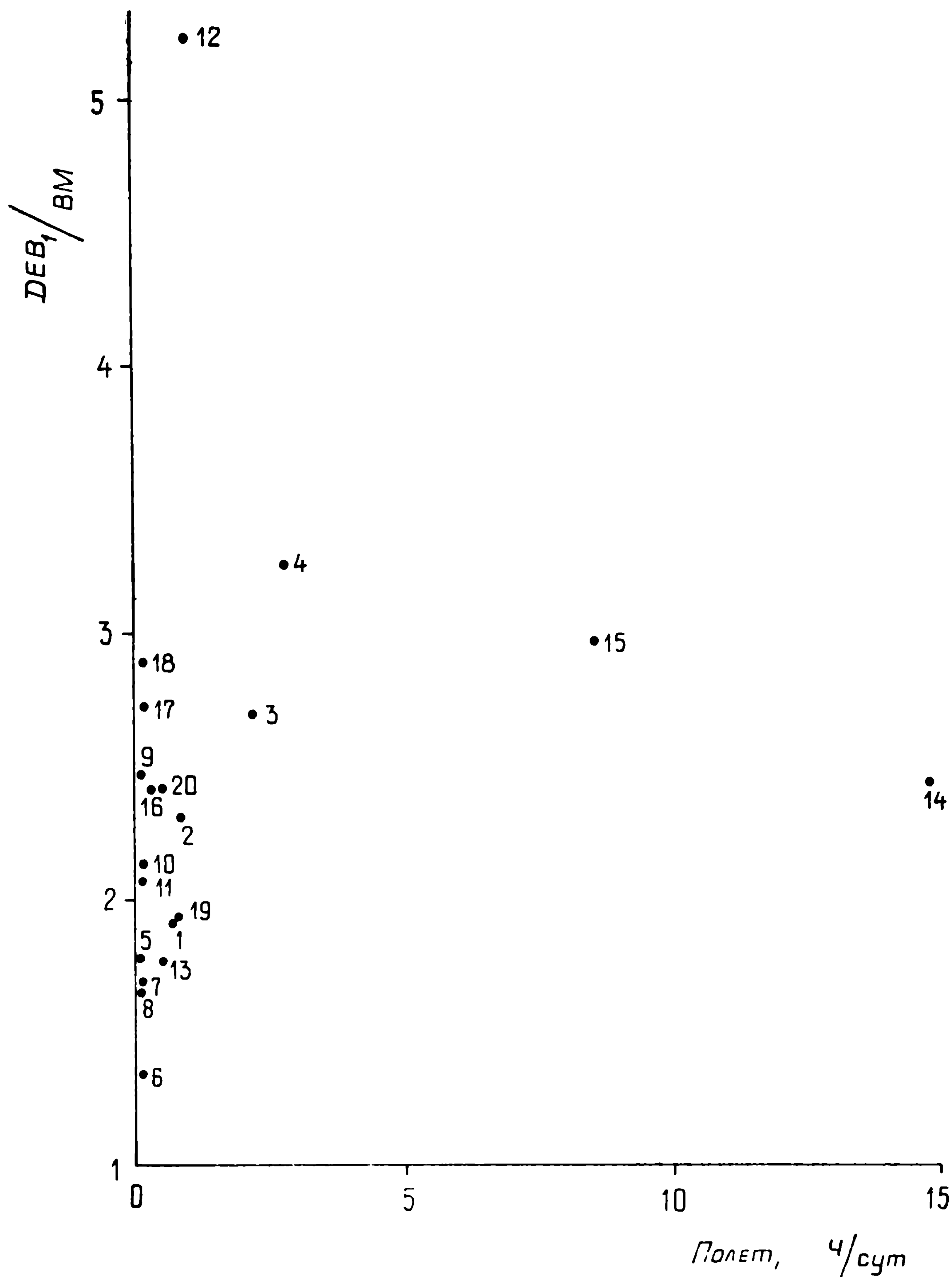


Рис. 3. Вариации величины бюджета энергии (выраженные как DEB_1/BM) у видов, проводящих в полете разное время. (Названия видов см. табл. 6).

руживается тенденции к ухудшению прогноза на основе уравнений, полученных на клеточных птицах или оценки DEB нашим методом по мере возрастания времени, проводимого видами в полете. Это означает, что в бюджетах энергии многолетающих видов необходимая для полета энергия изыскивается за счет уменьшения затрат на другие формы активности и терморегуляцию.

Как метод расчета бюджета энергии по бюджету времени, так и метод прогноза DEB свободноживущих птиц на основе уравнений, полученных в результате изучения энергетики птиц в клетках, оказались устойчивы к межвидовой вариации времени, проводимого в полете.

Влияние температуры среды. На рис. 5 данные о DEB_2 и DEB_1 представлены в зависимости от температуры среды. Обнаруживается очень интересное явление: у обитающих при температурах среды ниже 0° видов бюджеты энергии

не выше, а скорее даже ниже, чем у видов, обитающих при более высоких температурах. Метод $DTB - DEB$ и независимые методы дают одинаковую картину зависимости бюджетов энергии от привычных для видов температур среды; только при очень низких температурах метод $DTB - DEB$ завышает DEB по сравнению с дру-

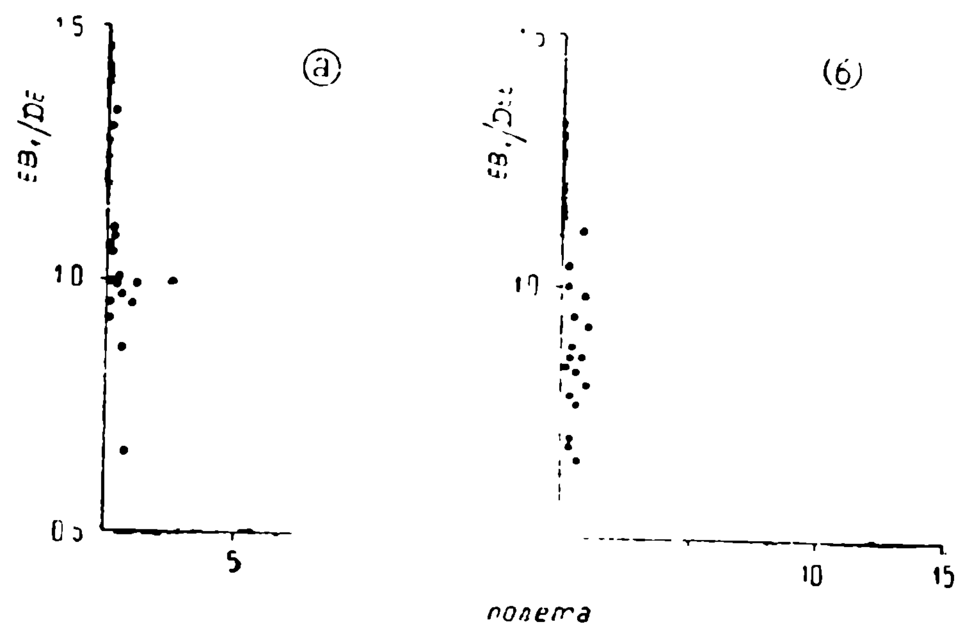


Рис. 4. Отклонения от соотношения 1 1 оценок бюджетов энергии на основе бюджетов времени (DEB_1) и измерений их другими методами (*а*) или оценок по обобщающим уравнениям (*б*) в зависимости от времени, проводимого видами в полете.

гими методами. Это может быть следствием того, что теплопроводность обитающих при низких температурах птиц ниже той, которую предсказывают уравнения, усредняющие данные о птицах разных видов.

Это предположение можно проверить, выяснив затраты энергии на терморегуляцию у свободноживущих птиц. Метод $DTB - DEB$ дает нам оценку затрат энергии на все процессы, исключая терморегуляцию. Если вычесть из DEB_2, измеренного

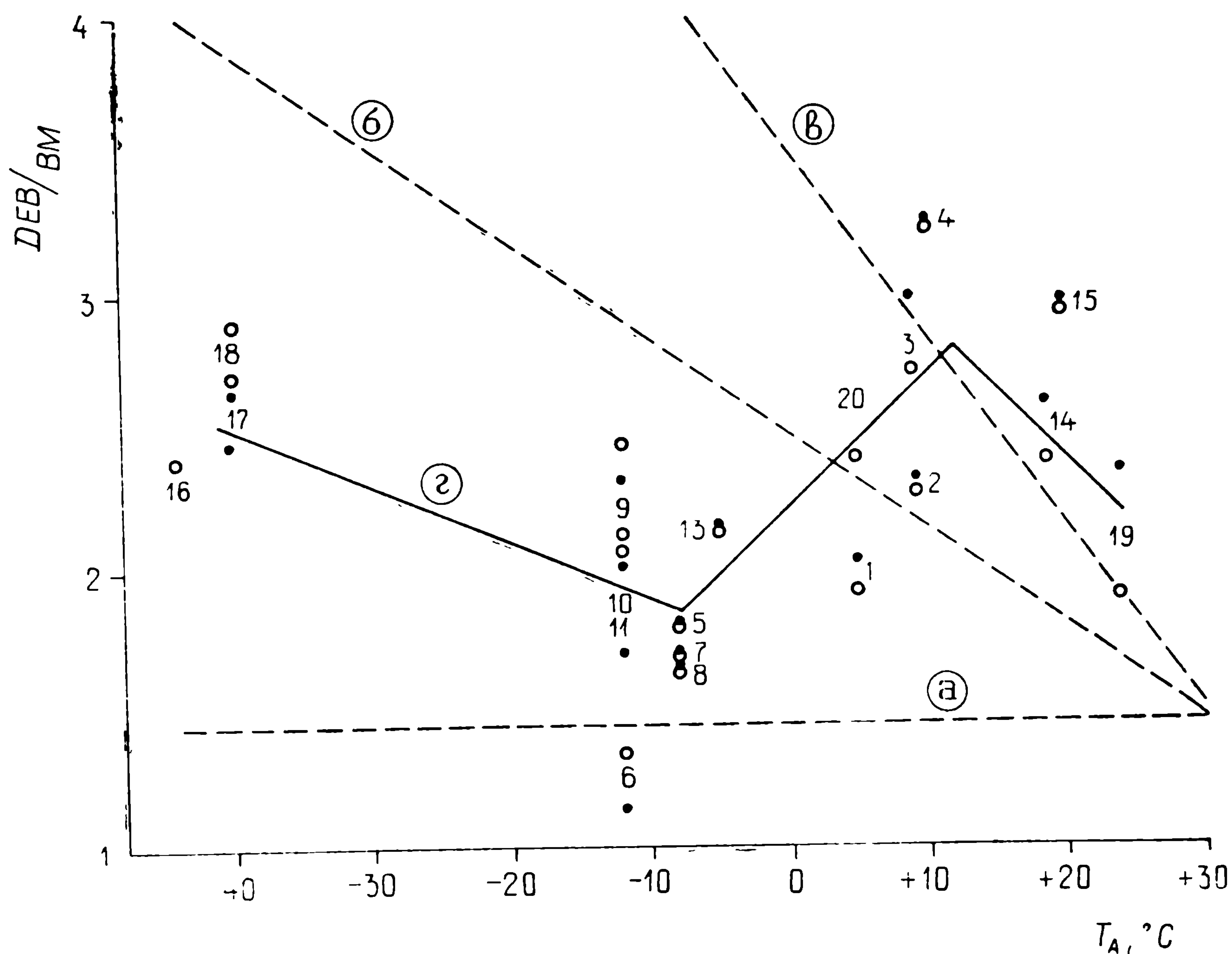


Рис. 5. Зависимость DEB у 20 видов от температуры среды (T_A).

Черные кружки — DEB_1/BM, светлые — DEB_2/BM (Названия видов см. табл. 6).
а — EM/BM при 30° у птиц в клетках; *б* — зависимость EM/BM от T_A у птиц в клетках; *в* — зависимость $(EM+PE)/BM$ у птиц в клетках согласно уравнениям Kendeigh et al., 1977; *г* — характер зависимости DEB/BM от T_A у свободноживущих птиц.

независимыми методами, эти затраты (DEB_{30}), то получим затраты на терморегуляцию. Эти затраты, чтобы избавиться от влияния на их величину вариации размеров птиц, разделим на $m^{0.27}$ (это средняя зависимость теплопроводности птиц от массы их тела). Как видно из рис. 6, на котором представлена зависимость удельных затрат на терморегуляцию от температуры среды обитания, в пределах температур среды 0—25° затраты точно соответствуют предсказываемым уравнениями, а при более низких температурах они ниже предсказываемых.

Второй причиной низких DEB у северных видов зимой может быть пониженная активность. Это предположение можно проверить, исследуя зависимость от температуры среды DEB_{30} (рис. 7). Оказывается, что в диапазоне температур 0—25° видовые DEB_{30} не зависят от температуры среды, и в среднем находятся на уровне $1.5 \times BM$ (этот уровень точно соответствует оношению DEB_{15}/BM по обобщающим уравнениям), а при более низких температурах DEB_{30} ниже. Понижение DEB при низких температурах среды, видимо, не следует рассматривать как влияние холодового стресса, так как это привычные для этих видов температуры. Более вероятно, что оно результат двух причин: сокращения затрат на активности, относимые к категории активного безделья, и сокращения затрат на поддерживающие активности благодаря пониженной конкуренции в северных экосистемах в зимнее время.

Итак, проверка метода оценки бюджета энергии свободноживущих птиц на примере 20 видов разных размеров, систематического положе-

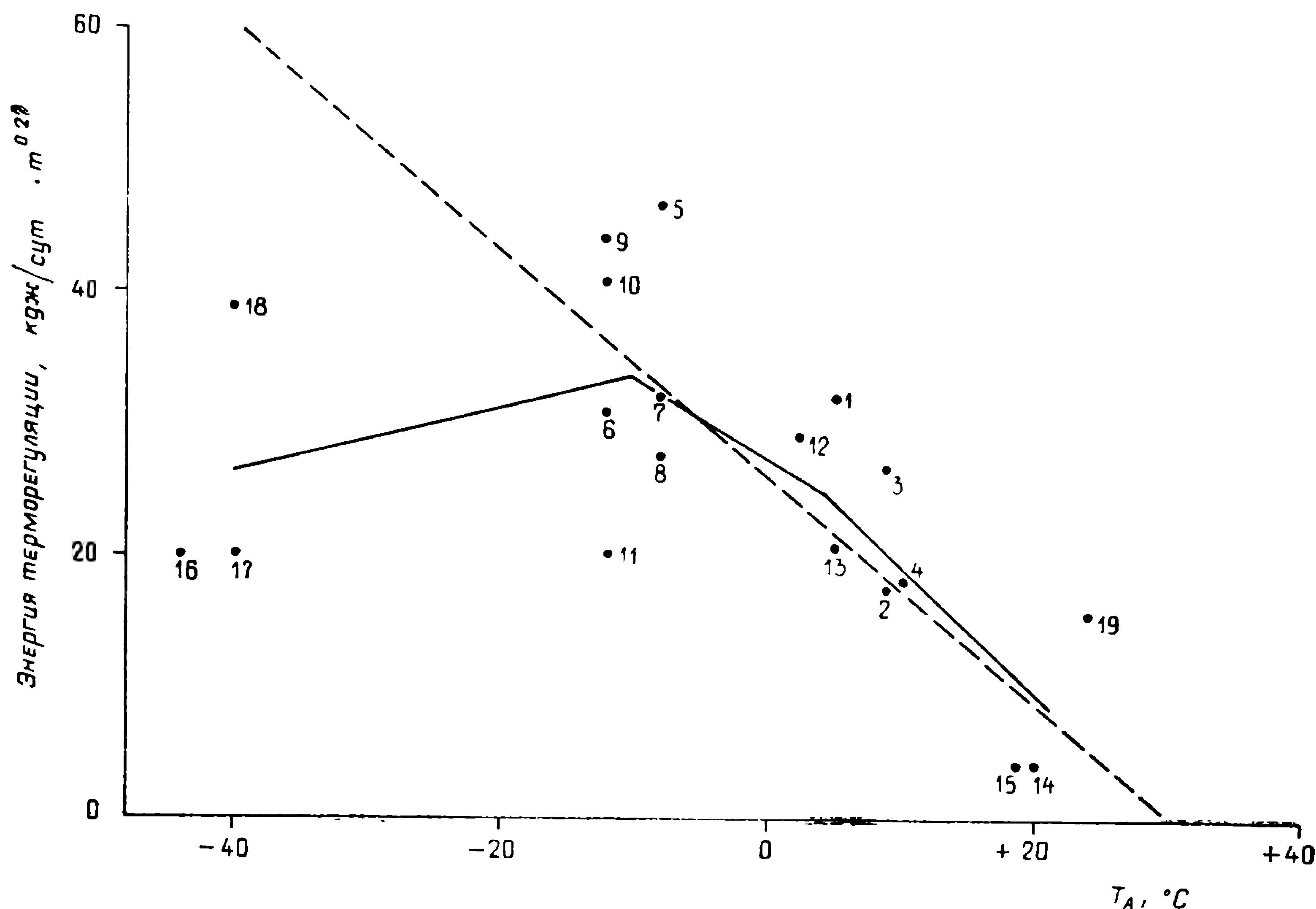


Рис. 6. Зависимость от температуры среды обитания (T_A) удельных затрат на терморегуляцию у свободноживущих птиц (точки и сплошная линия, названия видов см. табл. 6), вычисленных как разность между DEB_2 и DEB_{30}.

Прерывистая линия — та же зависимость у клеточных птиц по уравнениям Kendeigh et al., 1977.

ния, образа жизни и при разных температурах среды, показала, что метод расчета бюджета энергии по бюджету времени птиц надежен и эффективен. Он дает такие сведения об энергетике свобдноживущих птиц, которые иные методы дать не могут. Наибольшие ошибки от метода можно ожидать в отношении видов, обитающих при очень низких и очень высоких температурах среды, так как у приспособленных к этим условиям птиц базальный метаболизм и удельная теплоотдача могут отличаться от средних для птиц значений. В условиях высоких температур и прямого воздействия солнечных лучей птицы могут расходовать энергию на охлаждение тела, а эта энергия пока непредсказуема и потому методом $DTB—DEB$ не учитывается. Поэтому в отношении птиц, обитающих при низких и высоких температурах среды, необходимы исследования, выполненные сочетанием двух независимых методов: метода $DTB—DEB$ и какого-либо другого, дающего оценку полных суточных затрат энергии. В остальных случаях можно признать, что данные, собранные одним методом расчета бюджета энергии по бюджету времени вполне представительны.

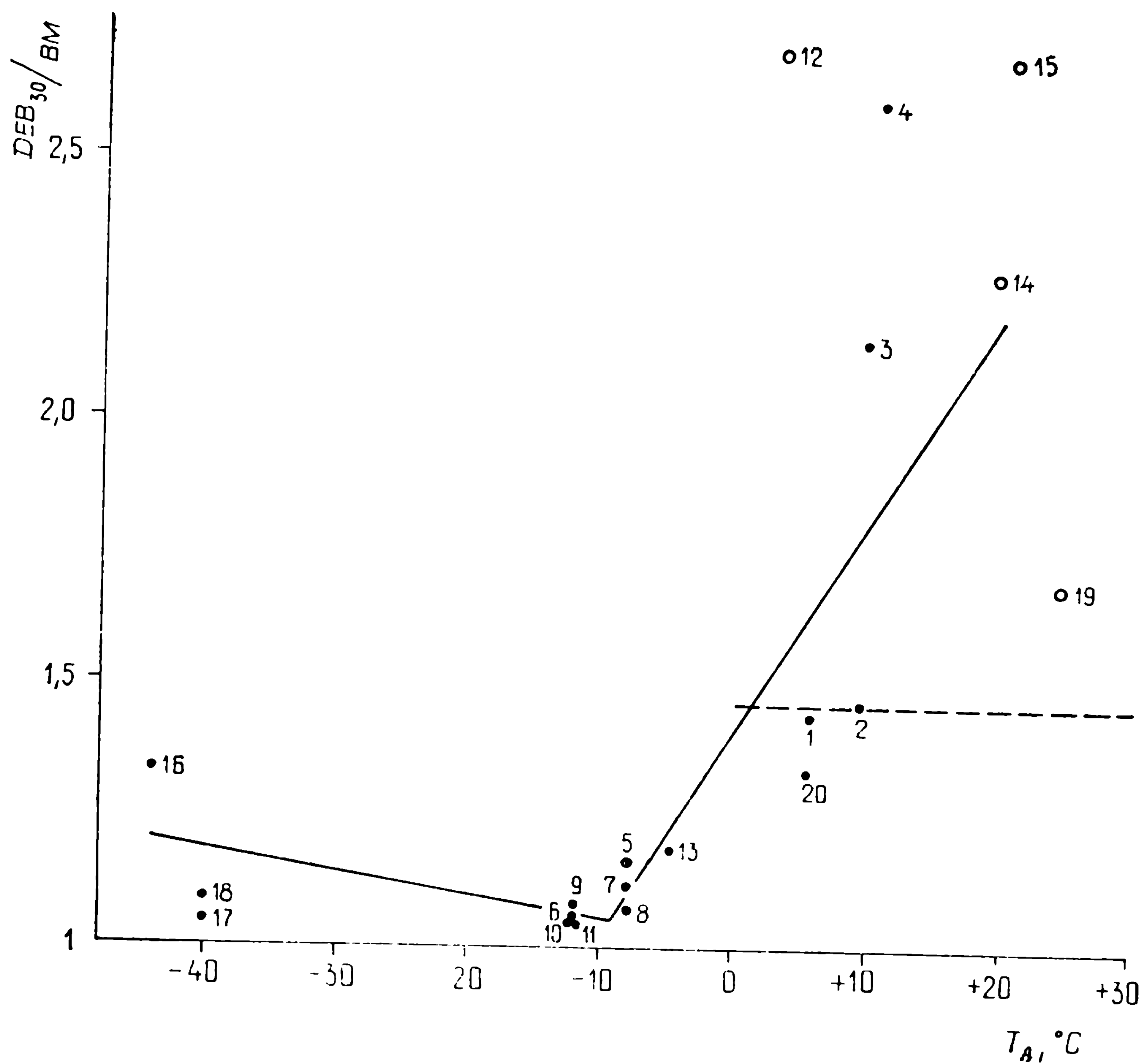


Рис. 7. Зависимость от температуры среды обитания (T_A) затрат энергии на все формы активности исключая терморегуляцию (DEB_{30}/BM), точки и сплошная линия) у 20 видов (см. табл. 6) свободноживущих птиц.

Черные точки — зима, светлые — лето; прерывистая линия — DEB_{30}/BM у птиц в клетках согласно уравнениям Kendeigh et al., 1977.

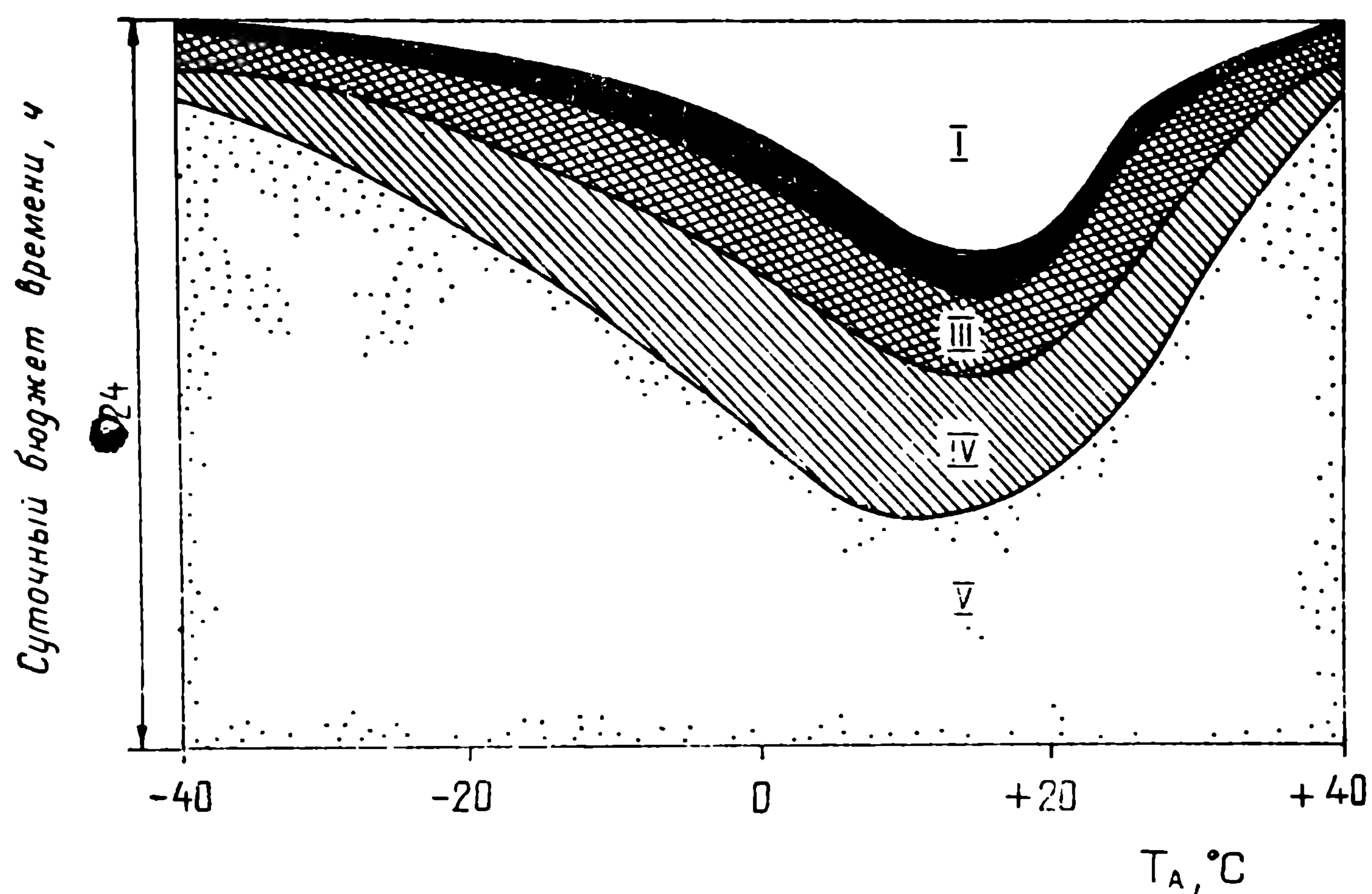


Рис. 8. Принципиальная схема структуры суточного бюджета времени у птиц и его перестроек при разных температурах среды обитания (T_A).

Показано изменение соотношения затрат времени на активное безделье (*I*), транспортные полеты (*II*), уход за собой (*III*), кормежку (*IV*) и сон, отдых, использование укрытий и пассивное безделье (*V*).

Особая ценность метода *DTB—DEB* состоит в том, что данные о *DTB* вида могут пересчитываться в *DEB* неоднократно, со все большим приближением к истине, по мере получения сведений об энергии базального метаболизма и терморегуляции у птиц этого вида и совершенствования системы коэффициентов пересчета *DTB* в *DEB*.

Опыт пересчета данных о *DTB* разных видов в *DEB* на основе универсальной системы коэффициентов, предпринятый в этой работе, показал перспективность и возможность применения для разных видов единой системы коэффициентов.

Сходство величины *DEB* у птиц сходных размеров тела независимо от их образа жизни

Гипотеза о том, что *DEB* птиц, подобно их базальному метаболизму, не может сильно варьировать у разных видов одного размера тела (Дольник, Блюменталь, 1964) была основана на представлении о единстве «энергетического плана строения» в классе птиц, и предположении о том, что *DEB* является одним из самых существенных элементов этого плана строения (энергетического подобия). Согласно нашей гипотезе, птицы сходных размеров обладают сходными способностями потреблять энергию пищи и расходовать эту энергию. Все разнообразие их адаптаций и расходующих энергию активностей должно удовлетворяться в пределах некоторого установленного количества энергии. Если при адаптации доля в бюджете одной энергоемкой формы активности (например, полета) начинает расти, то пропорционально либо должны сокращаться затраты энергии на другую (или другие) активности, либо экономичность растущей активности должна увеличиваться, делая ее менее энергоемкой.

Эта система взглядов теперь подтверждается экспериментально: *DEB* таких «энергичных», подвижных, многолетающих птиц, как стрижи и ласточки, оказался не больше, чем у других птиц сходных размеров; *DEB* у малоактивных зимой Tetraonidae соответствует *DEB* более активных птиц тех же размеров (табл. 6).

Безусловно, подобно тому, как базальный метаболизм птиц сходных размеров в ограниченных пределах может варьировать и варьирует, отражая разные направления адаптаций, так может варьировать, отражая разную стратегию разных видов, и *DEB*. Но теперь мы убедились, что диапазон этих вариаций невелик по сравнению с вариацией таких показателей, как расход энергии на полет или терморегуляцию. По крайней мере, очевидно, что вариация составляющих энергетический бюджет элементов шире, чем вариация их суммы, образующей *DEB*.

DEB свободноживущих птиц и энергия существования птиц в клетках

В непродуктивные сезоны *DEB* свободноживущих птиц оказался по величине сходным с энергией, расходуемой птицами на поддержание своего существования при содержании их в клетке (*EM*) при тех же температурах среды (табл. 6). В некоторых случаях *DEB* выше *EM*, в других случаях он равен или ниже *EM*. Если учесть, что крайние отклонения могут быть результатом ошибки измерений или оценки действительной температуры среды, которую выбирали свободноживущие птицы, то окажется, что *DEB*, как правило, отклоняется от *EM* в пределах ±15%.

Сходство *DEB* и *EM* кажется удивительным, если мы остаемся в рамках исходного определения *EM* как энергии, необходимой птице для поддержания ее индивидуального существования в клетке. Действительно, в клетке пространство ограничено, пища находится рядом в избытке, и только для поддержания существования может требоваться меньше энергии, чем в природе. Но этот парадокс снимается, если мы определим *EM* клеточных птиц по-иному. А именно, как проявление птицей в клетке свойственного ей *DEB*, и признаем, что расход энергии в клетке содержит два компонента. Один из них — это энергия, необходимая для поддержания индивидуального существования, а второй — расход избыточной в условиях клетки части энергии путем спонтанной локомоторной активности. В статье Т. А. Ильиной в настоящем сборнике показано, что у зябликов Fringilla coelebs доля расхода энергии на спонтанную активность возрастает с уменьшением размеров помещения, в котором содержат птиц, а соотношение форм этой активности (полет, порхание, прыжки) перестраивается, как только размер помещения начинает препятствовать некоторым из них.

Суть предлагаемой здесь точки зрения на соотношение *DEB* и *EM* состоит в том, что *DEB* — заданная для птицы величина, и она стремится в клетке расходовать энергию в пределах *DEB*. Поэтому, если клетка позволяет птице израсходовать энергию в размере *DEB*, а условия в природе позволяют ей не перерасходовать энергию выше *DEB*, то *DEB* и *EM* таких птиц будут совпадать. Можно так ограничить подвижность птицы в клетке, что ей будет трудно расходовать энергию на уровне *DEB* (отсюда следует, что нельзя измерять *EM* в слишком маленьких клетках, не позволяющих птице порхать или летать); в природе могут возникать такие условия, при которых приходится расходовать энергию сверх предусмотренного для данной температуры среды *DEB*.

В продуктивые сезоны (исключая линьку) *DEB* свободноживущих птиц выше, чем *EM* клеточных птиц, т. к. первые расходуют дополнительную энергию на продуктивные активности и продукцию. Но если к *EM* прибавить ожидаемую величину продуктивной энергии (*PE*), то *DEB* и *EM*+*PE* совпадают вполне удовлетворительно (табл. 6). Однако в отношении энергетики клеточных птиц в продуктивные сезоны остается неясным вопрос о продуктивной энергии в клетке. Птицы могли бы относиться к ней двояко. Они могли бы расходовать в этот сезон и продуктивную надбавку, усиливая спонтанную активность. Частично это так и происходит, по крайней мере, в отношении продуктивной энергии миграции, часть которой птицы расходуют на перелетное беспокойство. Но они могут и не расходовать всю или часть *PE*, т. к. внешние стимулы и необходимая обстановка для продуктивных активностей в клетке отсутствуют, и расход возможен только путем проявления пустотных и замещающих реакций. Эта интересная проблема впервые рассмотрена с привлечением материалов по *DTB* и *DEB* в статье Т. А. Ильиной в настоящем сборнике.

ТЕНДЕНЦИЯ *DEB* К ПОСТОЯНСТВУ

Расход энергии на терморегуляцию у птиц умеренных и высоких широт и расход ими продуктивной энергии образуют резко выраженные годовые циклы, с максимумами и минимумами. *DEB* также мог бы иметь годовой цикл с очень значительной амплитудой. Но создается впечатление, что эта амплитуда сглажена (King, 1974; Дольник, Кинжевская, 1980, рис. 5): коэффициент вариации имеющихся в литературе данных о *DEB* птиц в разные сезоны вокруг значений, предсказываемых для этих птиц уравнением Кинга, зависимости *DEB* от массы тела равен 28.8%, а коэффициент вариации тех же данных вокруг значений, предсказанных уравнениями Кенди и др. равен 26.6%, т. е. сходен (Дольник, Кинжевская, 1980). Но уравнение Кинга игнорирует сезон, температуру среды и отсутствие или наличие продуктивной энергии, а уравнения Кенди и др. предсказывают *DEB* с учетом этих факторов, поэтому если бы *DEB* сильно варьировал по сезонам, вторые уравнения предсказывали бы его с меньшим разбросом, чем первые.

Автор еще десять лет назад обратил внимание на то, что у птиц: 1) расход продуктивной энергии на разную сезонную деятельность — миграции, размножение, линьку — сходен как по суммарной величине, так и в единицу времени (Дольник, 1971а); 2) затраты энергии на терморегуляцию зимой сходны по величине с затратами продуктивной энергии на миграции и линьку (Дольник, 1971б). Так как эти затраты, во-первых, разделены по сезонам, а во-вторых, находятся во взаимозависимых отношениях, то *DEB* будет иметь тенденцию к постоянству в течение года. Эта тенденция может усугубляться тем, что расходы энергии на терморегуляцию и продукцию находятся в конкурентных отношениях (Kendeigh et al., 1977), вследствие чего *DEB* может менее варьировать при колебаниях температуры среды, чем его составляющие.

Подтверждение гипотезы о стремлении *DEB* к постоянству имеет два следствия. Во-первых, это позволяет сократить минимальный объем измерений *DEB*, если стоит цель выяснить *DEB* у данного вида; во-вторых, указывает на ценность исследования *DTB* в разных условиях с целью выяснения тактики, применяемой птицами для сохранения сходной величины *DEB* в меняющихся условиях.

Птица, безусловно, может увеличить *DEB* вплоть до уровня потенциальной энергии. Но, как следует из первых полученных данных, она,

пока это возможно, стремится сохранить его близким к некоему оптимальному для нее значению, порядка 2.5 $\times BM$.

Эта тенденция к постоянству *DEB* у свободноживущих птиц выражена (судя по первым данным) столь отчетливо, что появляется необходимость в введении в понятие о бюджете времени птицы представления о резервном времени. Это резервное время в случае необходимости будет использоваться для целенаправленных активностей, а в более благоприятных ситуациях расходоваться на разные формы «безделья». Внешне безделье не всегда просто заметить, так как оно может быть не только в форме видимого ничегонеделания (пассивное бездельничание), но и в форме, очень похожей на целесообразное поведение (перемещение, пение, социальные контакты, чистка оперения, похожее на поиск корма поведение). Внешне это обычное поведение, но отличается от него тем, что эффективность его низка, и без него птица может обойтись. Это особенно видно на примере бюджетов времени самок. Многие из них во время насиживания обеспечивают себя пищей, расходуя на ее сбор в несколько раз меньше времени, чем обычно. Соответственно в бюджете энергии птицы будут две статьи расходов. Одна — на пассивное безделье, имеющая низкую энергетическую цену, а другая — на активное безделье, имеющая высокую энергетическую цену. Птица может контролировать свой бюджет энергии, во-первых, изменяя соотношение времени, проводимого в пассивном и активном безделье, а во-вторых, увеличивая или уменьшая долю безделья в суточных бюджетах времени и энергии. На рис. 8 эта мысль иллюстрируется на примере изменения поведения при изменении температуры среды.

Энергетические ресурсы птиц

В заключение представим диапазон вариации *DEB* у свободноживущих птиц, как он вырисовывается в свете первых данных о бюджетах времени и энергии у свободноживущих птиц разных видов.

Минимальный уровень, на котором птица может расходовать энергию — это базальный метаболизм (*BM*). Но при $DEB=1$ *BM* птица не может существовать, так как у нее нет энергии для ухода за собой и питания. Оказывается, что отказавшись от всего лишнего, птица может длительное время поддерживать свое существование, расходуя на все активности $DEB_{30}=1.1$ ВМ. Этот самый низкий уровень наблюдается у видов, обитающих при очень низких и очень высоких температурах среды, в условиях ослабленной конкуренции.

Если есть возможность, птицы предпочитают иметь $DEB_{30}=1.5$ *BM*. Этот оптимальный уровень наблюдается у них летом или зимой в условиях положительных температур среды, этот же уровень они поддерживают при жизни в клетках.

Включая затраты энергии на терморегуляцию и продуктивные процессы, предпочитаемый уровень *DEB* у птиц 2.5 *BM*, и этот уровень они стремятся удержать, перераспределяя активность, терморегуляцию и продуктивную энергию, а при сезонных перестройках или на межвидовом уровне и изменяя теплопроводность и базальный метаболизм.

В случае необходимости *DEB* может возрастать, вплоть до некоего верхнего уровня, который, судя по имеющимся пока данным, близок к 4 *BM*. Видимо, около этого уровня находится у большинства видов потенциальная энергия, то есть максимум энергии, которую вид может усвоить ежедневно из специфичной для него пищи. Поэтому, хотя сумма затрат организма может быть и выше 4 *BM* (при беспосадочной миграции в течение суток над морем она может быть 12 *BM*), но эта сумма уже не может обеспечиваться только притоком пищевой энергии, и частично компенсируется за счет жировых резервов тела.

В условиях крайних температур, таким образом, птицы могут иметь для терморегуляции энергию, кратную 2.9 *BM*, а в условиях оптимальных температур продуктивную энергию плюс энергию терморегуляции кратную 2.5 *BM*.

Тенденция к постоянству *DEB* как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне у свободноживущих птиц так велика и эффективна, что видимо, есть необходимость ввести в число показателей энергетики птиц, помимо потенциальной энергии, энергии существования и базального метаболизма, еще один показатель — оптимальный уровень *DEB* в естественной обстановке.

Выводы

1. К настоящему времени найдено несколько эффективных методов измерения суточных потребностей птиц в энергии (*DEB*) в естественных условиях.

2. Если известны систематическая принадлежность птицы, масса ее тела, сезон года, и температура среды, *DEB* в большинстве случаев успешно может быть оценен предварительно на основании уравнений (Kendeigh et al., 1977), базирующихся на всей совокупности лабораторных и полевых исследований. *DEB* может быть также оценен по эмпирическому уравнению (King, 1974) (или более эффективно по его модификации, данной Дольником и Кинжевской, 1980), базирующемуся на совокупности полевых измерений.

3. *DEB* может быть рассчитан несколькими способами, описанными выше, на основании ограниченного и доступного числа полевых измерений.

4. Самый простой и вполне эффективный метод расчета *DEB* конкретных птиц в конкретной обстановке основан на пересчете полевых данных о суточном бюджете времени птицы с помощью описанной в этой статье системы коэффициентов. Первый этап проверки эффективности этой системы коэффициентов, проведенный на примере видов с разным систематическим положением, разной биологией, в разные сезоны и в разных условиях, выявил очень хорошее совпадение результатов с измерениями, параллельно проведенными другими методами.

5. Анализ первых данных о *DEB* свободноживущих птиц указывает на следующие его особенности:

а) *DEB* птиц в природе принципиально не отличается от *DEB* тех же птиц в клетке;

б) при равной массе тела *DEB* мало различается у внешне очень активных и малоактивных видов;

в) в силу перераспределения затрат энергии на разные формы активности, терморегуляцию и продукцию, наблюдается тенденция к поддержанию *DEB* в разные сезоны, в разных условиях и при разных состояниях на более постоянном уровне, чем это можно было предполагать на основе изучения зависимости от этих условий составляющих *DEB* компонентов.

ЛИТЕРАТУРА

Ангальт В. З. Заметка о сроках завершения репродуктивного периода и суточной ритмике жизни у сизого голубя в Камском Предуралье. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1979, с. 48—50.

Андреев А. В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М., «Наука», 1980, 175 с.

Гаврилов В. М., Дольник В. Р. Биоэнергетика и регуляция послебрачной и постювенильной линек у зябликов (Fringilla coelebs L.). — В кн.: Исследования по биологии птиц. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 55). Л., «Наука», 1974, с. 14—61.

Даргольц В. Г. Опыт оценки энергетической стоимости наземной локомоции у птиц. — В кн.: Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц, ч. 2, МГУ, 1975, с. 74—76.

Дольник В. Р. Годовые циклы биоэнергических приспособлений к условиям существования у 16 видов Passeriformes. — В кн.: Миграции птиц Прибалтики. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 40), Л., «Наука», 1967, с. 115—163.

Дольник В. Р. Биоэнергетика летящей птицы. — Журн. общей биологии, 1969, 30, № 3, с. 273—291.

Дольник В. Р. Сравнение энергетических расходов на миграцию и зимовку у птиц. — Экология, 1971а. № 3, с. 88—89.

Дольник В. Р. Величина продуктивной энергии птиц в разные фазы годового цикла. — Экология, 1971б, № 5, с. 89—91.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М., «Наука», 398 с.

Дольник В. Р. Поток энергии в организме и энергетическая модель гомойотермных животных. — Экология, 1980а, № 6, с. 5—14.

Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология, 1980б, вып. 15, М., изд-во МГУ, с. 63—74.

Дольник В. Р., Блюменталь Т. И. Биоэнергетика миграций птиц. — Успехи совр. биол., 1964, 58, 2(5), с. 280—301.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Калорический эквивалент изменения веса тела у зяблика (Fringilla coelebs). — В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 50). Л., «Наука», 1971, 226—235.

Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (Apus apus) и ласточек (Delichon urbica, Hirundo rustica). — Зоол. журн., 1980, 59, № 12, с. 1841—1851.

Кесспайк Ю., Лехт Р., Хорма П. Частота сердечных сокращений у птиц в полете. — В кн.: X Прибалтийская орнитологическая конференция. Тез. докл. (Тр. Ин-та биологии АН Латв. ССР, т. 2). Рига, 1981, с. 66—68.

Люлеева Д. С. Энергия полета у ласточек и стрижей. — Докл. АН СССР, 1970, 190, № 6, с. 1467—1469.

Постников С. Н. Усвоение пищи у зерноядных воробьиных птиц. — Зоол. журн., 1976, 55, № 3, с. 463—466.

Потапов Р. Л., Андреев А. В. К биоэнергетике тетерева Lyrurus tetrix (L) в зимний период. — Докл. АН СССР, 1973, 210, № 2, с. 499—500.

Ashkenasie S. N., Safriel U. N. Time-energy budget of the semipalmated sandpiper Calidris pusilla at Barrow, Alaska. — Ecology, 1979, 60, N 4, p. 783—799.

Aschoff J., Pohl H. Der Ruheumsatz von Vögeln als Function der Tageszeit und der Körpergrösse. — Journ. f. Ornithol., 1970, 111, s. 38—47.

Austin G. T. Daily time budget of the postnesting verdin. — Auk, 1978, 95, N 2, p. 247—251.

Barton V. A., Hudson R. J., Bragg D. D. Efficiency of utilization of bulruch rhiromes by lesser snow geese. — J. Wildlife Manage. 1979, 43, N 3, p. 728—735.

Berger M., Hart J. S. Physiology and energetics of flight. — In: Avian biology. (ed. D. S. Farner, J. R. King). 1974, vol. 4, New York, Academic Press; p. 415—477.

Bondinette R. V., Schmidt-Nielsen K. Energy cost of gliding flight in Herring Gulls. — Nature. 1974, 248, p. 83—84.

Birkeback R. C. Heat transfer in biological systems. — Intern. Rev. Gen. Experimental Zool., 1966, 2, p. 269—344.

Brody S. Bioenergetics and growth. — Reinhold, New York, 1945, 1023 p.

Bryant D. M., Westerterp K. R. The energy budget of the house martin (Delichon urbica). — Ardea, 1980, 68, N 1—4, p. 91—102.

Burger J. Daily and seasonal activity pattern in breeding laughing gulls. — Auk. 1976, 93, N 2, p. 308—323.

Calder W. A. III. Consequences of body size for avian energetics. — In: Avian Energetics. (ed. R. A. Paynter). Nuttali Club Publ., 1974, N 15, Cambridge Mass., p. 86—144.

Calder W. A. Daylenght and the Hummingbirds use of time. — Auk. 1975, 92, N 1, p. 81—97.

Custer T. W., Pitelka F. A. Time-activity patterns and energy budget of nesting Lapland Longspurs near Barrow, Alaska. — In: Proc. 1972 Tundra Biome Symposium, Lake Wilderness Center, University of Washington. 1973, p. 160—164.

Davies N. B. The economic of territorial behaviour in birds. — Ardea. 1980, 68, N 1—4, p. 63—74.

Dolnik V. R. The energy requirements for existence and for migration, molt and breeding in Chaffinches, Fringilla coelebs, L. In: Internat. Studies on Sparrows, P. T. section IBP. Inst. of Ecol. PAN, Dziekanow Lesny, 1974, 7, N 1, p. 11—20.

Dorozynska N. The part played by water in the nutrition of the Domestic goose Anser anser L. fed on green plants. — Zoologica Poloniae, 1969, 19, p. 167—185.

Drent R. The natural history of incubation. — In: Breeding biology of birds. (ed. D. S. Farner), National Academy of Sciences, Wash., 1973, p. 262—311.

Dwyer T. J. Time budget of breeding gadwalls. — Wilson Bull., 1975, 87, N 3, p. 335—343.

Ebbinge B., Canters K., Drent R. Foraging routines and estimated daily food intake in Barnacle Geese wintering in the northern Netherlands. — Wildfowl, Slimbridge, 1975, 26, p. 5—19.

Ettinger A. O., King J. R. Time and energy budgets of the willow flycatcher (Empidonax traillii) during the breeding season. — Auk, 1980, 97, N 3, p. 533—546.

Fedak N. A., Pinsow B., Schmidt-Nielsen. Energy cost of bipedal running. — Fed. Proc., 1973, 32, N 3, p. 422.

Felix J. Zur Kenntnis der Tagesaktivität von Meisen der gattungen Parus und Aegithalos (Raumakivität ansserhalb der Fortphlanzungszeit). —Sylvia, 1958, 15, s. 2—21.

Forbes J. E., Warner D. W Behavior and radio-tagged Saw-whet owl. — Auk, 1974, 91, N 4, p. 783—795.

Gessman J. A. Bioenergetics of the snow owl (Nyctea scandiaca). — Arctic and Alpine Research, 1972, 4, p. 223—238.

Gibb J. Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest. — Ibis, 1954, 96, p. 513—543.
Gibb J. Food, feeding habits and territory of the Rock Pipit, Authus spinoletta. — Ibis, 1956, 98, p. 506—530.
Graber R. R. Food and oxygen consumption in three species of owls (Strigidae). — Condor, 1962, 64, p. 473—487.
Greenlaw J. S. The importance of food in the breeding system of the Rufous-sided Towhee, Pipilo erythrophtalmus (L.). — Ph. D. thesis, Rutgers University, 1969.
Hart J. S., Berger M. Energetics, water economy and temperature regulation during flight. — Proc. XV Intern. Ornithol. Congr. (The Hague), 1972, p. 189—199.
Holmes R. T., Black C. P., Sherry T. W. Comparative population bioenergetics of three insectivorous passerines in a decidious forest. — Condor, 1979, 81, N 1, p. 9—20.
Johnson S. R., West G. C. Fat content, fatty acid composition and estimates of energy metabolism of Adelie Penguins (Pygoscelis adeliae) during the early breeding season fast. — Comp. Biochem. Physiol., 1973, 45B, p. 709—719.
Kanwisher J. W., Williams T. C., Teal J. M., Lawson K. O. Jr. Radiotelemetry of heart rates from free-ranging gulls. — Auk, 1978, 95, N 2, p. 288—293.
Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian Energetics. — In: Granivorous birds in ecosystems. (ed. J. Pinowski, S. C. Kendeigh). Intern. Biol. Programme, 1977, 12, p. 127—204.
King J. R. Energetics of reproduction in birds. — In: Breeding biology of birds. (ed. D. S. Farner). National Academy of Sciences, Washington, 1973, p. 77—107.
King J. R. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. — In: Avian energetics. (ed. R. A. Paynter). The Nuttalli Ornithol. Club publ., 1974, Cambridge, Mass, 15, p. 4—60.
Kontogiannis J. E. Effect of temperature and exercise on energy intake and body weight of the White-throated Sparrow, Zonotrichia albicollis. — Physiol. Zool., 1968, 41, p. 54—64.
Koplin J. R., Collopy M. W., Albert R. B., Levenson H. Energetics of two wintering raptors. — Auk, 1980, 97, N 4, p. 795—806.
Kushlan J. A. Population energetics of the American white ibis. — Auk, 1977, 94, N 1, p. 114—122.
Levenson H. Time and activity budget of ospreys nesting in northern California. — Condor, 1979, 81, N 4, p. 336—369.
Lewis R. A. Reproductive biology of the White-crowned sparrow (Zonotrichia leucophrys pugetensis, Grinnell) I. Temporal organization of reproductive and associated cycles. — Condor, 1975, 77, N 1, p. 46—59.
Lifson N., McClintock R. Theory and use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. — J. Theoret. Biol., 1966, 12, p. 46—74.
Lustick S., Battersby B., Kelty M. Effects of insolation on juvenile herring gull energetics and behavior. — Ecology, 1979, 60, N 4, p. 673—678.
Mosher J. A., Matray P. E. Size dimorphism: a factor in energy savings for broad-winged hawks. — Auk, 1974, 91, N 2, p. 325—341.
Mullen R. K. The D_2O^{18} method of measuring the energy metabolism of free-living animals. — In: Ecological energetics of homeotherms. (ed. J. A. Gessaman). Utah State University Monograph. Series, 1973, 20, p. 32—43.
Orians G. The ecology of vlackbird (Agelaius) social systems. — Ecol. Monograph., 1961, 31, p. 285—312.
Owen R. B. Jr. The bioenergetics of captive blue-winged teal under controlled and outdoor conditions. — Condor, 1970, 72, p. 153—163.
Paladino F. V., King J. R. Energetic cost of terrestrial locomotion: biped and quadruped runners compared. — Rev. Can. Biol., 1979, 38, N 4, p. 321—323.
Pearson O. P. The daily energy requirements of a wild Anna Hummingbird. — Condor, 1954, 56, p. 317—322.
Pennycuick C. J. Soaring behaviour and preformance of some East African birds, observed from a motor-glider. — Ibis, 1972, 114, p. 178—218.
Pinkowski B. C. Time budget and incubation rhythm of the eastern bluebird. — American Midland Naturalist. 1979, 101, N 2, p. 427—433.
Pohl H. Some factors influencing the metabolic response to cold in birds. — Fedn. Proc., 1969, 28, p. 1059—1064.
Pohl H., West G. C. Daily and seasonal variation in metabolic response to cold during rest and forced exercise in the common redpoll. — Comparative Biochemistry and Physiology, 1973, 45A, p. 851—867.
Porter W P., Gates D. M. Thermodynamic equilibria of animal with enviroment. — Ecol. Monogr., 1969, 39, p. 227—244.
Prange H. D., Schmidt-Nielsen K. The metabolic cost of swimming in ducks. — Journal of Experimental Biology, 1970, 53, p. 763—777.
Puttick G. M. Foraging behaviour and activity budgets of curlew sandpipers. — Ardea, 1979, 67, N 3—4, p. 111—122.
Ricklefs R. E. Foraging behavior of Mangrove swallows at Barro Colorado Island. — Auk, 88, N 3, p. 635—651.

Schartz R. L., Zimmerman J. L. The time and energy budget of the male Dickcissel (Spiza americana). — Condor, 1971, 73, N 1, p. 65—76.
Schmid W. D. Energy intake of the mourning Dove Zenaidura macroura marginella. — Science, 1965, 150, p. 1171—1172.
Tarboton W. R. Hunting and energy budget of the Black-Shouldered kite. — Condor, 1978, 80, N 1, p. 88—91.
Taylor C. R., Dmi'el R., Fedak M. Running in a large bird, the Rhea: Energetic cost and heat balance. — Fed. Proc., 1971, 30, 320 p.
Taylor C. R., Schmidt-Nielsen K., Raab J. L. Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. — Amer. J. Physiol., 1970, 219, p. 1104—1107.
Tinbergen J. M. Foraging decisions in starlings (Sturnus vulgaris L.). — Ardea, 1981, 69, N 1, p. 1—67.
Tucker V. A. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying Budgerigar. — J. Experimental. Biol., 1968, 48, p. 67—87.
Tucker V A. Energetic cost of locomotion in animals. — Comp. Biochem. Physiol., 1970, 34, p. 841—846.
Tucker V. A. Energetics of natural avian flight. — In: Avian energetics. (ed. R. A. Paynter). Publ. Nuttalli Ornithol. Club, 1974, N 15, p. 298—328.
Turcek F. J. On plumage quantity in birds. — Ekol. Polska, Ser. A, 1966, 14, p. 617—634.
Utter J. M. Daily energy expenditures of free-living Purple Martins (Progne subis) and Mockinbirds (Mimus polyglottos) with a comparison of two nortern population of Mockinbirds. — Ph. D. thesis, Rutgers University, 1971.
Utter J. M., LeFebvre E. A. Energy expenditure for free flight by the Purple Martin (Progne subis). — Comp. Biochem. Physiol., 1970, 35, p. 713—719.
Utter J. M., LeFebvre E. A. Daily energy expenditure of Purple Martins (Progne subis) during the breeding season: Estimates using D_2O^{18} and time budget methods. — Ecology, 1973, 54, p. 597—604.
Verbeek N. A. M. Daily and annual time budget of the Yellow-billed magipe. — Auk, 1972, 89, N 3, p. 567—582.
Wakely J. S. Activity budget, energy expenditures, and energy intake of nesting ferrurinous hawks. — Auk, 1978, 95, N 4, p. 667—676.
Walter H. Eleonora's Falcon, adaptations to prey and habitat in a social raptor. — Chicago, Illinois Univ. Chicago Press, 1979.
Weathers W. W., Nagy K. A. Simultaneous doubly labeled water ($^3HH^{18}O$) and time-budget estimates of daily energy expenditure in Phainopepla nitens. — Auk, 1980, 97, 4, p. 861—867.
West G. C. Bioenergetics of captive Willow ptarmagan under natural conditions. — Ecology, 1968, 49, N 6, p. 1035—1045.
West G. C., Dewolfe B. B. Populations and energetics of taiga birds near Fairbanks, Alaska. — Auk, 1974, 91, p. 757—775.
West G. C., Hart J. S. Metabolic responses of Evening grosbeaks to constant and fluctuating temperatures. — Physiol. Zool., 1966, 39, p. 171—184.
Wiens J. A. An approach to the study of ecological relationships among grassland birds. — Ornithol. Monogr., Amer. Ornithol. Union, 1969, N 8.
Wiens J. A., Innis G. S. Estimation of energy flow in bird communities. II. A simulation model of activity budgets and population bioenergetics. — Proc. 1973 Summer Computer Simulation Conference, Montreal, 1973.
Withers P. C. Energetic aspects of reproduction by the Cliff swallow. — Auk, 1977, 94, N 4, p. 718—725.
Wolf L. I., Hainsworths F. R. Time and energy budgets of territorial Hummingbirds. — Ecology, 1971, 52, N 6, p. 980—988.

V. R. Dolnik

METHODS OF TIME AND ENERGY BUDGETS STUDY

ABSTRACT. — 1. Several methods of energy budget study are discussed with special reference to conversion of time budget in to energy budget.

2. The next conversion coefficients systeme (Dolnik, 1980 and table 5) was discussed: 1.0 *BM* (sleeping), 1.12 *BM* (daily resting), 1.30 *BM* (alert posture, alarm, eating, preening, bathing, singing, courtship, feeding of youngs, formation of nest and all others activities without transport of body), 1.60 *BM* (perching, walking, swimming, collection of food and nest material, and others pedal locomotions, gliding, soaring), 6.0 *BM* (maximal pedal activities, minimal wing activities, diving), 12.0 *BM* (directional flight without gliding and soaring), 16.0 *BM* (ascended flight, hovering, flight with maximal speed). Energy cost of directional flight can be calculated from data on average time spent in flight per day in given species (t_f): $xBM = 2.5\ (\ln t_f \cdot 24^{-1} - 1)$ (fig. 1).

3. Time budgets of 20 species were converted into energy budgets by this systeme (DEB_1 in table 6 and fig. 2) and compared with DEB_2 that estimated by other methods

and DEB_3, calculated according Kendeigh et al. (1977) equations. DEB_1 and DEB_2 were very close in most species. This suggest a universality of conversion coefficients.

4. There were correlation between *DEB* of some species and time spent in flight (fig. 3, 4).

5. There were no increasing of interspecific *DEB* with temperature decrease (fig. 5) becouse of lower thermal conductance (fig. 6) and activity level (fig. 7) in northern species during winter (fig. 8).

6. 1.1 *BM* is lowest level for avian *DEB*. Optimal level is 1.5 *BM* in non-productive season, and 2.5 *BM* in productive season and in winter under moderate ambient temperatures. Highest level of *DEB* is 4 *BM*.

Т. А. Ильина

СТРУКТУРА И САМОКОНТРОЛЬ БЮДЖЕТОВ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ У САМЦА ЗЯБЛИКА FRINGILLA C. COELEBS

В настоящее время в литературе имеется несколько методов, позволяющих расчитывать бюджет энергии и отдельные его компоненты у птиц, основываясь на данных о массе их тела, сезоне, температуре среды и систематической принадлежности. Имеются уравнения для расчета базального метаболизма (Lasiewski, Dawson, 1967; Ashoff, Pohl, 1970; Kendeigh et al., 1977), суточного энергетического бюджета по данным о птицах в клетке (Kendeigh et al., 1977) и по имеющимся данным о свободноживущих птицах (King, 1974; Дольник, Кинжевская, 1980). Многие из этих уравнений расчитаны по экспериментальным данным, полученным на пленных птицах. Есть точка зрения, что затраты энергии в клетке меньше, чем в природе, и поэтому данные о бюджете энергии клеточных птиц, несмотря на их многочисленность, не применимы для оценки бюджета энергии птиц в природе (King, 1974). В связи с этим необходимы исследования того, насколько применимы лабораторные и расчетные оценки к свободноживущим птицам.

Существует несколько количественных методов определения суточного бюджета энергии свободноживущих птиц: при помощи изотопов D_2O^{18}, пересчетом из бюджета времени, по изменению массы и состава тела в период, когда птица не ест (ночью, во время миграционного полета) (Taber, 1928; Helms, 1963, 1968; McNeil, 1969; Farner, 1970); по погадкам, по содержанию зоба и выделенным экскрементам (Потапов, Андреев, 1973). Последние четыре метода имеют много ограничений и применяются только в частных случаях. Первый метод заключается в маркировке крови устойчивыми изотопами D_2O^{18} и последующем определении через какой-либо промежуток времени концентрации изотопов дейтерия и O^{18}. Он основан на том, что оборот кислорода выше, чем дейтерия, т. к. последний выводится из организма только в составе воды, а кислород — в составе воды и углекислого газа. Различия между двумя уровнями потерь дают величину продукции CO_2 за истекший период, которая отражает суммарный расход энергии за этот период (LeFebvre, 1964). Метод требует специального технического оснащения. Второй метод основан на визуальных наблюдениях за конкретными особями: определяются затраты времени на каждую форму поведения и умножаются на расход энергии на данную форму активности. Этот метод, в отличие от первого, дает возможность определить не только суммарные затраты энергии, но и ее расход на отдельные формы поведения в конкретных условиях. Метод доступен каждому полевому орнитологу. В настоящее время он получил широкое распространение. Выполнены работы по измерению бюджета энергии в природе различных видов колибри (Stiles, 1971; Wolf, Hainsworth, 1971; Boyden, 1978), воробьиных (Андреев, 1977, 1978; Ильина, 1978; Дольник, Кинжевская, 1980; Verbeek, 1964; Collias, Collias, 1971; Shartz, Zimmerman, 1971; Walsberg, 1977, 1978; Austin, 1978; Holmes et al., 1979; Ettinger, King, 1980).

Коэффициенты, используемые для расчета затрат энергии, получены экспериментальным путем на пленных птицах, поэтому к ним тоже относится вопрос о возможности перенесения лабораторных результатов на природные условия. Тем более, что для некоторых форм активности коэффициенты, используемые разными авторами, отличаются в 2 раза (King, 1974).

Проверку правильности подбора коэффициентов в настоящее время можно сделать только по одной работе, в которой сравнивали величины бюджета энергии,

полученные двумя описанными выше методами (Utter, LeFebvre, 1973) на пурпурной ласточке Progne subis. Различия в методах определения суточного энергетического бюджета для самок этого вида от 0.8 до 9.9%, для самцов — от 11.4 до 19.1%. Следует отметить, что при составлении бюджета времени в данной работе выделялись только три типа активности: полет, отдых и неполетная активность. У птиц большинства видов неполетная активность включает несколько форм поведения, имеющих различную энергетическую стоимость. В связи с этим есть необходимость в более тщательной проверке метода оценки бюджета энергии свободноживущих птиц и используемых при этом коэффициентов пересчета.

В настоящей работе, выполненной на самцах Fringilla coelebs, мы поставили целью, во-первых, проверить правильность подобранных коэффициентов, а, во-вторых, сравнить, какова величина суточного энергетического бюджета у свободноживущих и пленных особей, помещенных в различные условия. Этот вид удобен тем, что в отношении него изучены энергетические расходы почти на все формы активности, из которых складывается бюджет времени.

Материал и методика

Материал для данной работы собран на Куршской косе Балтийского моря. В качестве объекта исследования нами был выбран зяблик Fringilla c. coelebs, наиболее массовый в районе проводимых работ и удобный своей изученностью в экспериментальных работах вид. У самцов, в отличие от самок, в период половой активности нет скрытых процессов, требующих значительных затрат энергии. Если у самок на гаметогенез затрачивается в среднем 63 кдж за 8 дней, то у самцов — всего 7.33 кдж за 70 дней (King, 1973), поэтому работа выполнена на самцах.

Бюджет времени свободноживущих самцов зяблика в период половой активности составлен в результате хронометража поведения 17 самцов в течение 1108 ч наблюдений в различные фазы гнездового периода. Бюджет энергии рассчитан при помощи коэффициентов, предложенных В. Р Дольником (1980). Бюджет энергии самцов зяблика зимой и в период половой активности в неволе определялся двумя способами: 1) по бюджету времени; 2) по потреблению гомогенного корма с известной калорийностью и усвояемостью. Лабораторных птиц перед исследованием выдерживали в вольере или клетках до стабилизации массы тела и установления иерархии — 2 недели и более. Вода и корм предоставлялись в избытке. В период половой активности подопытных птиц содержали при естественных температурах среды, (15—25° С), зимой — в умеренно обогреваемом помещении (15—19° С).

Бюджет времени составлен для 5 самцов, помещенных в клетки размером 1×0.5×0.3 м, и для 10 самцов, помещенных в одну вольеру размером 3×3×3 м. Наблюдения вели за всеми особями группы одновременно. Через каждую минуту регистрировали количество особей в определенных формах активности (перечень их приведен в табл. 2 и 3). Доля особей в какой-либо форме активности приравнивалась к доле времени, затраченной на нее средней особью, т. е., если в течение одной регистрации 3 птицы из 10 кормились, а 7 отдыхали, считалось, что средняя особь потратила 0.3 мин на кормежку и 0.7 — на отдых. В каждый из периодов наблюдение за каждой группой вели в течение двух суток.

Для определения бюджета энергии зябликам давали на 3—4 суток навески канареечного семени. После окончания опыта остатки корма отделяли от экскрементов и взвешивали. Образцы навесок и остатки корма высушивали до постоянной массы при температуре 60° С. Метаболизированную птицами энергию определяли как разность между первоначальной массой навески и массой остатков, умноженной на удельную калорийность канареечного семени (18.331 кдж/г) и на коэффициент его утилизации (0.8453), и деленной на число суток. Удельная калорийность корма и коэффициент его утилизации зябликами были установлены ранее. В начале и конце каждого опыта, перед рассветом, птиц взвешивали.

Компоненты суточного бюджета энергии и его величина при определении двумя методами

Величину суточного бюджета энергии (*DEB*) птицы можно представить в виде отдельных компонентов. Для удобства изложения наших материалов представим ее так:

$$DEB = EM_{30} + E_T + PE,$$

где EM_{30} — энергия существования в термонейтральной зоне (при температуре среды 30° С) — представляет собой сумму затрат на различные формы поведения, связанные с индивидуальным существованием особи (перечень см. в табл. 2, 3), E_T — энергия терморегуляции, имеет

зависимость, обратную от температуры окружающей среды (T_A). У зябликов $E_T = 1.39 \times (30 - T_A)$ (Dolnik, 1974). PE — продуктивная энергия — затраты на продуктивные процессы и активности. В зимний период $PE = 0$, а в период половой активности PE самцов расходуется почти исключительно на продуктивные активности — поведение, связанное с размножением (территориальное, брачное и родительское). Как было указано выше, затраты на продуктивные процессы — гаметогенез — у самцов составляют всего 0.105 кдж/сут. В неволе продуктивная активность не всегда отделима от непродуктивной, поэтому удобнее определять сразу их суммарную величину DEB_{30} без разделения на PE и EM_{30}.

Иногда за время исследования происходит изменение массы тела подопытных птиц, поэтому при определении *DEB* по количеству потребленной пищи необходимо учитывать калорический эквивалент этих изменений. У зябликов в периоды наших исследований при увеличении массы на 1 г расходуется 39.4 кдж/сут, а при снижении — высвобождается 25.5 кдж/сут (Дольник, Гаврилов, 1971). В связи с этим для сравнения величины *DEB*, полученной двумя независимыми способами — при помощи бюджета времени и по потреблению корма — при увеличении массы подопытных птиц мы вычитали из метаболизированной энергии (*ME*) произведение изменения массы на эквивалент, а при уменьшении — прибавляли. Полученные величины — условный *DEB* при нулевом балансе тела — приведены в табл. 1. Там же приведены и величины *DEB*, рассчитанные при помощи бюджета времени.

Таблица 1

Суммарные суточные бюджеты энергии пленных зябликов в разные сезоны (в кдж/сут)

Сезон, состояние	Условия содержания	T_A, °C	Метод	*DEB*	DEB_{30}
Январь, зимнее	вольера	17.1	по бюджету времени	59.16±0.59	41.28±1.17
	»	»	по потреблению корма	59.04±1.34	41.20±3.27
	клетка	16.3	по бюджету времени	63.81±0.08	44.93±0.92
	»	»	по потреблению корма *		43.54±
Июнь, половая активность	вольера	17.4	по бюджету времени	85.37±1.21	67.58±1.34
	клетка	17.8	по бюджету времени	73.30±	54.43±
	»	»	по потреблению корма	71.47± ±4.10**	53.59± ±4.15**

Примечание. * Гаврилов, Дольник, 1976. ** В другом эксперименте, проведенном при $T_A = 16.5°$, получено: $DEB = 78.63 \pm$, $DEB_{30} = 59.96 \pm$; по обоим измерениям в среднем $DEB = 74.99 \pm 3.64$, $DEB_{30} = 59.96 \pm 2.76$.

Из таблицы видно, что в каждой из трех имеющихся пар измерений — в вольере зимой, в клетке зимой и в клетке в период половой активности — величины *DEB*, полученные на одних и тех же птицах двумя разными способами, не имеют статистически достоверных различий ($p < 0.05$), хотя варьируют по сезонам в пределах 59.04—85.37 кдж/сут. Измерения обоими способами вели в одно и то же время на одних и тех же птицах, поэтому затраты на терморегуляцию были одни и те же. Следовательно, схождение полученных величин связано со схождением EM_{30} (в период половой активности — DEB_{30}), что возможно лишь в том случае, если коэффициенты пересчета бюджета времени в бюджет энергии выбраны верно. Это заключение позволяет нам считать, что и при расчете *DEB* свободноживущих зябликов по их суточным бюджетам времени с применением тех же коэффициентов, мы можем получать реальные значения *DEB* свободноживущих птиц.

Бюджеты времени и энергии в зимний период

EM_{30}, как было сказано выше — компонент *DEB*, связанный с поддержанием индивидуального существования особи. Имеется широко

распространенное мнение, что энергия существования, определенная в клетке, включает в себя минимальный расход энергии на локомоции (см. например, King, 1974). Если это так, то при увеличении размеров помещения, в котором живут подопытные птицы, EM_{30} также должна увеличиваться. Сравним поведение и бюджеты времени зябликов, содержавшихся в вольере и в клетке (бюджеты времени приведены в табл. 2).

Таблица 2

Распределение суточных бюджетов времени и энергии пленных зябликов в разные сезоны

Формы	Коэффициент пересчета *DTB* в *DEB* (кВМ/ч)	Зимний период				Период половой активности			
		в вольере		в клетке		в вольере		в клетке	
		затраты времени, ч/сут	затраты энергии, кдж/сут	затраты времени, ч/сут	затраты энергии, кдж/сут	затраты времени, ч/сут	затраты энергии, кдж/сут	затраты времени, ч/сут	затраты энергии, кдж/сут
Полет	12.0	0.16	2.68	—	—	1.49	25.49	—	—
Перепархивание	6.0	0.22	1.84	0.88	7.37	0.72	5.99	2.15	18.0
Ходьба, прыжки	1.6	1.44	3.22	4.34	9.67	1.37	3.01	6.88	15.37
Купание	1.6	0.01	0.04	0.05	0.04	0.01	0.04	0.01	0.04
Питье	1.3	0.08	0.13	0.09	0.17	0.03	0.04	0.04	0.08
Кормежка	1.3	1.11	1.97	1.29	2.34	1.11	1.97	0.64	1.17
Чистка оперения	1.3	0.35	0.63	0.21	0.38	0.42	0.75	0.18	0.29
Сидение в позе готовности	1.3	4.03	7.32	2.38	4.31	8.89	16.12	5.15	9.34
Дневной отдых	1.12	2.10	3.27	0.30	0.46	2.34	2.64	1.45	2.26
Ночной сон	1.0	14.50	20.18	14.50	20.18	7.00	9.76	7.00	9.76
Пение и подпесня	1.3	—	—	—	—	0.60	1.09	0.15	0.33

Продолжительность ночного сна связана с длиной темной части суток и поэтому одинакова у зябликов независимо от размера помещения, в котором они содержались.

Такое поведение комфорта как купание, питье, кормление, чистка оперения, в сумме занимает в вольере 1.55, а в клетке — 1.60 ч, т. е. различается очень незначительно. Сидение на одном месте — в позе готовности к действию плюс во время дневного отдыха — в вольере намного продолжительнее, чем в клетке: 6.13 против 2.68 ч.

Локомоторная активность. В клетке, в отличие от вольеры, зяблики совсем не летают, но за счет перепархивания, ходьбы и прыжков затраты времени у них на локомоторную активность в целом выше (5.22 против 1,82 ч).

Получается, что при помещении подопытных зябликов в маленькие клетки, в которых невозможно летать, они увеличивают затраты времени на более энергетически дешевые формы двигательной активности за счет уменьшения времени сидения на одном месте. Остальное поведение остается почти без изменений. При различном в вольере и в клетке соотношении времени на те же формы двигательной активности, суммарные затраты энергии (EM_{30}) одинаковы (табл. 1). Следовательно, EM_{30} — это затраты энергии, отведенные для индивидуального существования особи независимо от помещения, в котором она живет.

Бюджеты времени и энергии в период половой активности

Бюджет энергии в период половой активности, как было сказано выше, включает кроме тех же компонентов, что и зимой, затраты на продуктивное поведение (*PE*). Краткий перечень его форм в природе приведен в табл. 3.

В неволе поведение, связанное с проявлением половой активности, у зябликов (в особенности у взрослых) выражено слабо. Раннее ухаживание за самкой, сексуаль-

Таблица 3

Бюджеты времени свободноживущих самцов зябликов в течение гнездового периода (в ч/сут)

Формы активности	Стадия гнездового периода: предгнездовой период — до прилета самок	Стадия гнездового периода: предгнездовой период — после прилета самок	гнездостроение	откладка яиц	инкубация яиц	выкармливание птенцов	Средние за гнездовой период величины
Непродуктивные активности							
Ночной покой	9.00	8.50	8.00	7.00	7.00	8.00	7.91±0.33
Дневной покой	1.50	1.03	1.70	1.88	2.40	2.50	1.83±0.23
Поза готовности к действию	2.00	2.29	3.47	3.58	2.95	4.93	3.20±0.44
Чистка оперения	0.50	0.23	0.35	0.21	0.21	0.20	0.28±0.05
Купание, питье	0.08	0.06	0.02	0.02	0.02	0.02	0.04±0.02
Поведение кормления							
на месте	0.09	0.09	0.46	0.46	0.36	0.41	0.58±0.09
с передвижением по земле	3.04	3.00	2.76	2.78	4.95	2.76	3.21±0.35
с перепархиванием	0.83	0.80	0.74	0.75	0.87	1.38	0.89±0.10
с зависанием	0	0	0	0.02	0	0.05	0.01±0.00
Транспортный полет	0.20	0.20	0.02	0.05	0.09	0.18	0.12±0.03
Продуктивные активности							
Акустическая маркировка территории, тревога, угрозы	5.58	5.00	3.66	6.04	3.81	0.91	4.16±0.76
Брачное поведение (сопровождение самки) на месте, сбор корма на месте, кормление птенцов	0	0	0.77	0	0	0.41	0.19±0.11
Патрулирование территории и сопровождение самки пешком, сбор корма для птенцов пешком	0.22	0.51	1.04	0.57	0.90	1.42	0.77±0.18
Драки, сексуальные демонстрации, сопровождение самки и сбор корма для птенцов с перепархиванием	0.06	0.56	0.47	0.07	0.05	0.71	0.31±0.70
Тревога, патрулирование, сопровождение самки в полете, преследования в воздухе, транспорт корма для птенцов	0.09	0.92	0.36	0.57	0.39	0.06	0.39±0.13
Сбор корма с зависанием	0	0	0	0	0	0.02	0.003±0.00

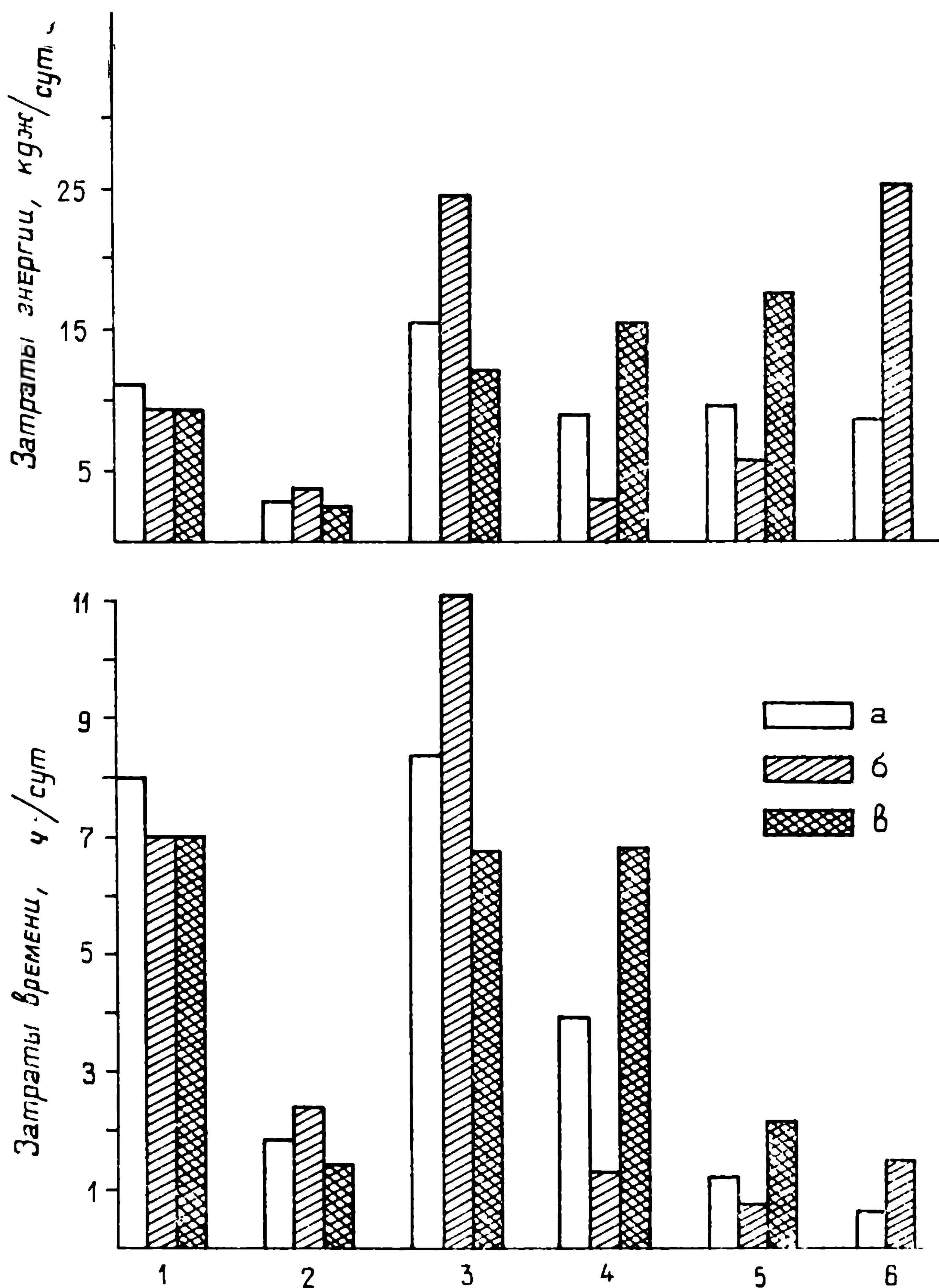
ные демонстрации и спаривание нами отмечены всего у 1 самца из 9 находившихся под наблюдением в бисексуальных группах. Пение и защита «территории» наблюдалась чаще. Последние формы поведения проявляются не только в присутствии самок, но и в группах, состоящих из одних только самцов. В среднем в вольере самцы затрачивают на пение и подпесню 0.6 ч/сут, в клетке — 0.15 ч/сут, а в природе — 2.3 ч/сут (от 4.76 в предгнездовой период до 0.74 в период выкармливания птенцов). В среднем, в природе на все формы продуктивного поведения они затрачивают ежедневно по 5.82 ч.

Проанализируем затраты времени на остальные формы поведения.

Поведение кормления, так же как и поведение, связанное с проявлением половой активности (репродуктивное поведение), в природе и в неволе имеет большие различия. В вольере и в клетке, где семена оптимальных для зябликов размеров находятся в кормушках, птицы тратят на кормежку соответственно 1.11 и 0.64 ч в сутки. В природе, где корм (мелкие семена, насекомые) необходимо отыскивать, ловить и т. д., кормление занимает в среднем 4.69 ч, причем процесс кормежки включает не только сидение в позе готовности к действию и обработку пищи, но и такие формы активности, как ходьба, прыжки, перепархивание, полет и зависание в воздухе.

Поведение комфорта (ночной и дневной отдых, чистка оперения, купание и питье) по сравнению с двумя предыдущими типами поведения варьируют незначительно и в сумме занимают в природе 10.06, в вольере 9.81 и в клетке — 8.89 ч.

Если рассматривать поведение зяблика в неволе без учета социальных контактов, главным образом, агонистических и сексуальных, что в чистом виде бывает только при одиночном содержании, самец в период половой активности тратит на целенаправленную деятельность



Затраты времени и энергии на разные формы активности у самцов зябликов в период половой активности.

а — в природе; *б* — в вольере; *в* — в клетке. *1* — ночной отдых; *2* — дневной покой; *3* — сидение на месте с прижатыми к телу перьями, чистка оперения; *4* — ходьба, прыжки; *5* — перепархивание; *6* — полет, зависание в воздухе.

(кормежку, уход за собой, пение, отдых) при содержании в вольере 11.52, а в клетке — 9.68 ч/сут. В природе вся его деятельность целенаправленна. Остальное время в неволе занимает поза готовности к действию и нецеленаправленная, или спонтанная, двигательная активность. В клетке это — ходьба, прыжки и перепархивания, в вольере — то же самое плюс полеты. Распределение затрат времени и энергии на разные формы двигательной активности — направленной в природе и, главным образом, спонтанной в неволе — различное при всех трех условиях существования (см. рис.). В естественных условиях по затратам

времени преобладают наиболее дешевые формы активности — ходьба, прыжки. Далее в порядке убывания идут перепархивание, полет и зависание в воздухе. Полет и зависание занимают в шесть раз меньше времени, чем ходьба и прыжки, при этом затраты энергии распределены между тремя основными типами локомоторной активности приблизительно равномерно. Видимо, это связано с необходимостью тщательного обследования территории (сбор корма, патрулирование и т. д.), что наиболее выгодно делать во время ходьбы. В вольере нет такой необходимости, и затраты времени между полетом, перепархиванием и прыжками, распределяются более равномерно, а затраты энергии следуют в таком порядке: ходьба и прыжки, перепархивание, полет. В клетке полет отсутствует совсем, но зато перепархивание, ходьба и прыжки занимают намного больше времени, чем в вольере и в естественных условиях.

При таком разном распределении затрат времени при разных условиях существования суммарные суточные затраты энергии (*DEB*) имеют сходную величину. Так, *DEB* в вольере отличается на 3%, а в клетке — на 9% от *DEB* в природе.

В период половой активности *DEB* и в вольере, и в клетке выше, чем зимой (табл. 1). Величина, на которую повышается DEB_{30} в неволе между зимой и летом (в вольере на 26.29 кдж/сут, в клетке на 12.27 кдж/сут), соизмерима с величиной *PE* свободноживущих зябликов в гнездовой период (в среднем 10.97 кдж/сут, см. ст. Ильиной и Федорянской, наст. сб.). Можно было бы предположить, что увеличение расхода энергии в период половой активности по сравнению с зимой происходит только лишь из-за увеличения количества активных часов. В январе зяблики в неволе активны 9.5, а в июне 17 ч в сутки. Однако, если рассмотреть почасовые затраты энергии в течение светлой части суток, они оказываются не равны: зимой — 2.43 ± 0.126, а летом — 3.14 ± 0.15 кдж/ч. (Повышение статистически достоверно, $p < 0.01$). Следовательно, в период половой активности происходит увеличение не только количества активных часов, но и затрат энергии в час.

В вольере увеличение DEB_{30} достоверно выше (на 14.03 кдж/сут), чем увеличение DEB_{30} в клетке, однако и в природе в разные фазы гнездового цикла *PE* варьирует от 4.23 до 18.84 кдж/сут, поэтому различию между вольерой и клеткой не обязательно придавать принципиальное значение.

Таким образом, в период половой активности *DEB* самцов зяблика складывается из двух величин — энергии, предусмотренной для индивидуального существования особи в природе, и энергии, предусмотренной для продуктивных затрат особи. В неволе затраты на продуктивное поведение заменяются затратами на различные формы спонтанной двигательной активности, в сумме составляющие величину, сходную с *PE* свободноживущих птиц.

Заключение

Сравнивали бюджеты энергии у зябликов в природе в гнездовой период, в вольере и клетке, вычисленные на основе их бюджетов времени и системы коэффициентов пересчета бюджета времени в бюджет энергии с бюджетами энергии, померенными по потреблению пищи. Обнаружено полное совпадение бюджетов энергии, вычисленных на основе бюджетов времени и измеренных по потреблению пищи, что показывает применимость использованной системы коэффициентов. Результаты наших исследований показали, что у изучаемого вида — зяблика — *DEB* в зимний период и в период половой активности — величина предопределенная. Даже выпадение некоторых форм активности (полет в условиях клетки) или поведения (репродуктивное поведение в период

половой активности в неволе) вызывают не снижение *DEB*, чего можно ожидать, а появление «холостого» поведения, доводящего суммарные энергетические затраты особи до величины, свойственной свободноживущим птицам. В качестве такого поведения выступают различные формы спонтанной локомоторной активности. Подобное явление хорошо известно в миграционный период: птицы, помещенные в клетку, проявляют миграционное беспокойство. Оно имеет сходство с миграционным поведением свободноживущих птиц по ритму активности и взаимоотношению с суточными ритмами других процессов, но проявляется в другой форме (Дольник, 1975). В обоих случаях мы имеем дело с замещающими реакциями, которые возникают при невозможности реализовать инстинктивную программу в условиях неволи. В результате бюджеты времени у птиц в природе, вольере и клетке принципиально перестраиваются; составляющие бюджет энергии также перестраиваются, но таким образом, что суммарный суточный бюджет энергии сохраняется. Эти перестройки ясно показывают, что имеет место самоконтроль бюджетов времени и энергии, в котором ведущее значение принадлежит суточным затратам энергии.

Тот факт, что у пленных птиц замещающие реакции по количеству затраченной на них энергии компенсируют затраты ее на отсутствующие инстинктивные целенаправленные действия, позволяет оценивать затраты энергии свободноживущих птиц, базируясь на данных, полученных на содержавшихся в неволе птицах.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев А. В. Биоэнергетика кедровки (Nucifraga caryocatactes) в условиях крайне низких температур. — Зоол. журн., 1977, т. 56, № 10, с. 1578—1581.

Андреев А. В. Энергетический баланс и явление гипотермии у кукши в зимний период. — Экология, 1978, № 4, с. 66—72.

Гаврилов В. М., Дольник В. Р. Годовые циклы метаболизма, поведения и состава тела у оседлых и перелетных подвидов зяблика и домового воробья. — Орнитология, 1976, вып. 12, с. 178—199.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М., Наука, 1975, 398 с.

Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология, 1980, вып. 15, с. 63—72.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Калорический эквивалент изменения веса тела у зяблика (Fringilla coelebs). — В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., Наука, 1971, с. 226—235.

Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (Apus apus) и ласточек (Delichon urbica, Hirundo rustica). — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1841—1851.

Ильина Т А. Бюджет времени и энергии зяблика в гнездовой период. — В кн.: Морфология, систематика и эволюция животных. Л., 1978, с. 66—68.

Потапов Р. Л., Андреев А. В. К биоэнергетике тетерева Lyrurus tetrix (L.) в зимний период. — Докл. АН СССР, сер. «Биология», 1973, т. 210, с. 499—500.

Aschoff J., Pohl H. Rhythmic variations in energy metabolism. Federal Proc., 1970, v. 29, p. 1541—1552.

Austin G. T. Daily time budget of the postnesting verdin. — Auk, 1978, v. 95, N 2, p. 247—251.

Boyden T. C. Territorial defense against hammingbirds and insects by tropical hummingbirds. Condor, 1978, v. 80, N 2, p. 216—221.

Collias N. E., Collias E. C. Some observations on behavioral energetics in the willage weaverbird. I. Comparison of colonies from two subspecies in nature. — Auk, 1971, v. 88, p. 124—133.

Dol'nik V. R. The energy requirements for existence and for migration, moult and breeding in Chaffinches, Fringilla coelebs L. International Studies on Sparrows, 1974, 7, p. 11—20.

Ettinger A. O., King J. R. Time and energy budgets of the Willow Flycatcher (Empidonax trallii) during the breeding season. — Auk, 1980, v. 93, N 3, p. 533—546.

Farner D. S. Some glimpses of comparative avian physiology. Fed. Proc., 29, p. 1649—1663.

Helms C. W. Tentative field estimates of metabolism in buntings. Auk, v. 80, p. 318—334.

Helms C. W. Food, fat, and feathers. Amer. Zool., v. 8, p. 151—167.

Holmes R. T., Black C. P., Sherry T. W. Comparative population bioenergetics of three insectivorous passerines in a deciduous forest. Condor, 1979, v. 81, N 1, p. 9—20.
Kendeigh S. C., Dol'nik V. R., Gavrilov V M. Avian energetics. In: Granivorous birds in ecosystems. Ed. J. Pinowski and S. C. Kendeigh. Cambridge University Press, Cambridge, 1977, p. 127—204.
King J. R. Energetics of reproduction in birds. In: Breeding biology of birds, ed. D. S. Farner, Washington D. S. National Academy of Science, 1973, p. 78—107.
King J. R. Seasonal allocation of the time and energy resources in birds. In: Avian energetics. Ed. R. A. Paynter, Jr. Cambridge, Mass., 1974, p. 4—85.
Lasiewski K. C., Dawson W R. A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. Condor, 1967, v. 69, p. 13—23.
LeFebvre E. A. The use of D_2O^{18} for measuring metabolism in Columba livia at rest and in flight. Auk, 1964, v. 81, p. 403—416.
McNeil R. La determination du contenu lipidique et de la capacite de vol chez quelques especes d'oiseaux de rivage (Charadriidae et Scolopacidae). Canad. J. Zool., 1969, v. 47, p. 525—536.
Schartz R. L., Zimmerman J. L. The time and energy budget of the male Dickcissel (Spiza americana). Condor, 1971, v. 73, c. 65—76.
Stiles F. G. Time, energy, and territoriality of the Anna Hummingbird (Calypte anna). Science, 1971, v. 173, p. 818—821.
Taber W. B. A method to determine the weight of food digested daily by birds. Auk, 1928, v. 45, p. 339—341.
Utter J. M., LeFebvre E. A. Daily energy expenditure of Purple Martins (Progne subis) during the breeding season: estimates using D_2O^{18} and time budget methods. Ecology, 1973, v. 54, N 3, p. 597—604.
Verbeek N. A. M. A time and energy budget study of the Brewer Blackbird. Condor, 1964, v. 66, p. 70—74.
Walsberg G. E. Ecology and energetics of contrasting social systems in Phainopepla nitens (Aves: Ptilogonatidae). Univ. Calif. publ. in zoology, 1977.
Walsberg G. E. Brood sise and the use of time and energy by the Phainopepla. Ecology, 1978, v. 59, N 1, p. 147—153.
Wolf L. L., Hainsworth. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. Ecology, 1971, v. 52, p. 980—988.

T. A. Ilyina

STRUCTURE AND SELF-CONTROL OF TIME AND ENERGY BUDGETS OF THE MALE CHAFFINCH, FRINGILLA C. COELEBS

ABSTRACT. — 1. Time and energy budgets of free-living (table 3, fig. 1) and captured (table 2, fig. 1) chaffinch males were compared.

2. The method of calculation of *DEB* from *DTB* was revised by comparing with the method of direct measurement of *DEB* value on the base of food consumption. The values of *DEB* obtained by both methods were the same (table 1).

3. The dependence of *DTB* and *DEB* on the cage size was studied in two groops of captured chaffinches.

4. In winter period wherever the birds were placed they had the same value of *DEB*, but non-flying caged birds spent more time in intensive hopping than flying birds from aviary (table 1).

5. Difference between *DEB* during period of sexual activity and *DEB* in winter period is similar to productive energy of free-living birds.

А. В. Бардин

БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ БОЛЬШОГО ПЕСТРОГО ДЯТЛА DENDROCOPOS MAJOR MAJOR (L.) В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

В последние годы наметился значительный прогресс в области изучения биоэнергетики свободноживущих птиц. Широкие возможности для этого открыло обоснование метода расчета энергетического бюджета по бюджету времени. Метод сводится к хронометрированию поведения птицы и установлению времени, которое она расходует на разные формы активности, требующие определенных энергозатрат. Успех

метода определяется правильностью выбора стандартных форм активности и точностью определения коэффициентов для расчета затрат энергии на каждую из них. Недавно эти показатели были сведены специально для целей полевых исследований (Дольник, 1980). Важно знать не только динамику расхода энергии, но и динамику потребления энергии с пищей. Отношение энергии, получаемой с кормом, к энергии, затраченной на добывание и поедание пищи, дает важнейшую характеристику экологии питания — эффективность добывания корма. Определение расхода и потребления энергии непосредственно по данным полевых наблюдений возможно для ограниченного количества объектов. Прежде всего, это виды, для которых характерна стенофагия, по крайней мере, в некоторые периоды годового цикла. Очень удобным для подбного рода исследований оказался большой пестрый дятел подвида Dendrocopos major major L., населяющий бореальные хвойные леса.

В таежных и таежно-широколиственных лесах с господством сосны (Pinus sylvestris L.) и ели (Picea abies (L.) Karst., P. obovata Ldb., P.×fennica (Regel.) Kom.) большой пестрый дятел кормится семенами этих видов деревьев на протяжении одиннадцати месяцев в году. С конца октября по март он питается почти исключительно ими, показывая пример выраженной стенофагии (Померанцев, Шевырев, 1910; Røskeland, 1931; Формозов, 1934; Данилов, 1937; Pynnönen, 1939, 1943; Поспелов, 1956; Иноземцев, 1965; Птушенко, Иноземцев, 1968; Прокофьева, 1971; Eriksson, 1971; Черных, 1972; Митрофанов, Гавлюк, 1976; Alatalo, 1978; Мальчевский, Пукинский, 1982). Считают, что дятел предпочитает семена сосны, шишки которой ему легче срывать и транспортировать (Формозов, 1976).

В лесах с преобладанием сосны и ели большой пестрый дятел в несколько раз превосходит по численности остальные виды дятлов. По существующим представлениям, характер территориальных связей этого вида сильно зависит от кормовых условий. Для него свойственны резкие колебания численности населения по годам и выраженные в некоторые годы «выселения» части особей (инвазии), что связывают с изменениями в урожайности хвойных (Eriksson, 1971; Формозов, 1976 Мальчевский, Пукинский, 1982). При обеспеченности кормовыми ресурсами большие пестрые дятлы ведут осенью и зимой оседлый образ жизни, занимая постоянные участки обитания (Pynnönen, 1943; Иноземцев, 1965; Сироткин, 1976).

Семена хвойных большие пестрые дятлы добывают непосредственно из шишек. Весной, когда шишки раскрываются и семена начинают выпадать, дятлы переходят на сбор упавших семян с поверхности лесной подстилки (Глазов, Тишков, Чернышев, 1978). Иногда они подбирают еловые шишки, сброшенные клестами-еловиками (Loxia curvirostra L.). Большие пестрые дятлы рвут и переносят шишки с помощью клюва. Для доставания семян из шишки они используют так называемую «кузницу» — заранее выбранное, а чаще самостоятельно выдолбленное углубление в пне, стволе или ветви дерева. В это углубление дятлы вставляют принесенные шишки и, разбивая ударами клюва семенные чешуи, с помощью клюва и языка достают семена.

Осенью и зимой большие пестрые дятлы основную часть дня проводят за раздалбливанием шишек на «кузницах». Привязанность к определенным местам кормежки значительно облегчает наблюдение за дятлами и дает возможность с большой точностью хронометрировать их поведение.

На основании таких наблюдений ниже описан суточный бюджет времени большого пестрого дятла в условиях короткого зимнего дня. Узкая кормовая специализация дятла в рассматриваемый период позволила достаточно точно определить по наблюдениям в природе количество корма (семян хвойных), съедаемое за сутки, и вычислить величину получаемой с пищей большой энергии. Исходя из полученных данных, можно рассчитать суточный бюджет энергии двумя способами: по бюджету времени и по значению метаболизированной энергии. Сравнение результатов, полученных двумя способами, дает возможность оценить энергетические затраты большого пестрого дятла на активность по раздалбливанию шишек.

Район наблюдений, материал и методика

Работу проводили в декабре 1980 г. и январе 1981 г в окрестностях г. Печоры Псковской обл. Кроме того, использовали некоторые наблюдения, сделанные в этом

районе в 1963—1979 гг., а также в окрестностях д. Красницы Ленинградской обл. в феврале 1981 г.

Участок основных наблюдений расположен на границе южной подзоны тайги и хвойно-широколиственных лесов. На этом участке произрастают сосновые, еловые и смешанные леса возраста 30—80 лет. Ели, растущие на участке, относятся к Picea abies (L.) Karst var. europæa Tepl. Урожай семян сосны (Pinus sylvestris L.) в год наблюдений был 3 балла по пятибалльной шкале, ели — 4 балла. Шишки ели были сильно повреждены еловой шишковой листоверткой (Laspeyreisia strobilella L.), в меньшей степени — шишковой огневкой (Dioryctria abietella Schiff). Плотность зимнего населения дятлов была невелика. На площади 240 га держалось 8 больших пестрых дятлов (3,3 особи на 1 км^2).

Для определения количества потребляемых дятлом за сутки шишек использовали прямое наблюдение. Подсчет шишек под «кузницами» для этой цели не применяли, поскольку каждый дятел имел несколько «кузниц», а на одной и той же «кузнице» могли по очереди долбить шишки два дятла.

Для определения количества семян в шишках (как целых, так и раздолбленных дятлами) подсушенные шишки расщепляли вдоль на 4—6 частей. Последние изламывали так, чтобы из-под каждой чешуи могли выпасть семена. Подсчитывали только внешне полноценные семена, не принимая в расчет недоразвитые и пораженные насекомыми. Среди внешне полноценных семян определяли количество пустых. Для этого все семена вскрывали скальпелем. Если полноценные семена отбирали для взвешивания, их узнавали по звуку при падении в металлическую чашечку.

Для исследования шишки срывали в разных частях участка, с разных деревьев и в разных частях крон. Всего обследовали 907 целых и 199 раздолбленных дятлами шишек сосны, 241 целую и 676 раздолбленных шишек ели. Взвесили 14 навесок полноценных семян сосны и 7 навесок полноценных семян ели (в навеске — 1000 семян).

Хронометрирование поведения дятлов вели на протяжении 12 ч. Каждое наблюдение за отдельной особью длилось 0,5—3 ч. Звук, издаваемый дятлом при долблении шишки, записывали с помощью магнитофона «Uher-4000» и микрофона М-136, снабженного параболическим рефлектором. Осциллограммы магнитных записей были получены на осциллографе С1-18. Для определения числа ударов в единицу времени использовали осциллограммы, а также прослушивание записи при скорости в 8 раз меньше той, на которой она велась.

Для расчета расхода энергии по бюджету времени использовали коэффициенты, предложенные В. Р. Дольником (1980). Удельная теплоотдача, базальный метаболизм (*BM*) и энергия существования (*EM*) большого пестрого дятла измерены в лабораторных условиях (Kendeigh et al., 1977). Для дятла весом 93 г $BM = 3{,}11$ кдж/ч; $EM = 171{,}63 - 2{,}08\,T_А$ кдж/сут, где $T_А$ — температура среды.

Кроме того, удельная теплоотдача, *BM* и *EM* рассчитаны по уравнениям для неворобьиных птиц зимой (Kendeigh et al., 1977): $BM = 2{,}71$ кдж/ч; $EM = 197{,}29 - 3{,}12\,T_А$ кдж/сут. Коэффициент утилизации пищи — семян хвойных — принят 0,8, т. е. такой же, как у других птиц (см. ст. Дольник и др., наст. сб.).

Результаты

Суточный рацион и потребление энергии

Зимой в изучаемом районе большие пестрые дятлы питаются в основном семенами сосны. Однако в зимний сезон 1980/81 гг. они предпочитали кормиться семенами ели, урожай которой достигал 4 баллов. На исследованном участке на долю шишек ели приходилось 77±1% от всех шишек, раздолбленных дятлами. В период наблюдений дятлы основную часть времени проводили на «кузницах». В оттепель они в среднем 0,5 ч в день занимались обследованием и долблением коры деревьев. В это время они могли находить насекомых.

Действительно, последние в незначительном количестве отмечены в содержимом желудков больших пестрых дятлов, добытых в зимнее время в таежных и таежно-широколиственных лесах (Померанцев, Шевышев, 1910; Осмоловская, Формозов, 1950; Hogstad, 1971; Митрофанов, Гавлюк, 1976; Мальчевский, Пукинский, 1982). В дни со средней температурой воздуха около —10° С (когда проводились основные наблюдения) на кормовую активность, не связанную с поеданием семян хвойных, дятлы тратили около 0,1 ч в день. Таким образом, если даже дятлы и поедали насекомых, то в таком количестве, что ими как источником энергии можно пренебречь.

Помимо названных кормов, большие пестрые дятлы изредка поедали верхушечные почки сосны, а также небольшие кусочки нежной зеленой коры осины (Populus tremula L.). Эти корма, до сих пор не отмеченные в диете большого пестрого дятла, служат, видимо, источником витаминов. Следует заметить, что почки сосны регулярно встречаются в пище и другого вида, специализировавшегося на питании семенами хвойных — клеста-еловика (наши неопубликованные данные, Ленинградская обл., 1972 г.). Для последнего вида, кроме того, характерно частое «солонцевание» — поедание земли, пропитанного уриной снега, глины и кусочков кирпича с труб (Формозов, 1976). У дятла такое поведение наблюдать не приходилось. Возможно, недостаток минеральных веществ в маслянистых семенах он покрывает за счет насекомых. Может быть, именно с зимней карпофагией связано активное хищничество (разорение гнезд) большого пестрого дятла в период гнездования. Во всяком случае, у остальных европейских дятлов, питающихся на протяжении года преимущественно насекомыми, поедание яиц и птенцов других птиц не отмечено.

Итак, не считая незначительной добавки в виде витаминных кормов и насекомых, пища большого пестрого дятла состояла из семян хвойных. Зная массу и среднее количество семян в шишках, среднее количество семян, остающееся в шишках после их обработки дятлом, а также количество шишек, раздалбливаемых за день, можно рассчитать суточный рацион дятла и большую энергию (*GE*), которую он получает с пищей.

Поскольку количество и масса семян в шишках сосны и ели значительно варьируют в зависимости от географической широты местности, типа леса, возраста дерева, условий года (Правдин, 1964, 1975; Великайнен, 1974; Бобров, 1978), необходимо было исследовать эти характеристики хвойных деревьев на данном участке леса в данный сезон. Результаты измерений представлены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика шишек и семян ели и сосны

Показатели	Ель	Сосна
Средняя длина шишки (см)	10.0±0.1	4.02±0.02
Средняя масса шишки (г)[1]	23.9±0.7	6.7±0.2
Средняя масса 1000 семян (г)[2]	4.31±0.08	6.75±0.11
Среднее количество семян в шишке, не считая недоразвитых и пораженных насекомыми (шт.)	184.4±8.7	21.3±0.4
Среднее количество полноценных семян в шишке (шт.)	125.1±6.1	18.7±0.3
Средняя масса полноценных семян в шишке (г)[2]	0.54±0.028	0.126±0.003
Масса оболочки в % от массы семени с оболочкой	30[3]	28[3]
Удельная калорийность ядер (кдж/г)	28.05[3]	27.21[4]

Примечание. [1] — масса сырых шишек измерена в первой декаде января в сухую погоду; [2] — масса измерена при воздушно-сухом состоянии; [3] — по Д. Н. Данилову (1938); [4] — по Дольнику и др., наст. сб.

Далее сравнили шишки, собранные с деревьев, и шишки, найденные под «кузницами» дятлов. В качестве признака для этого сравнения выбрали длину шишки. Известно, что с длиной положительно коррелирует число семенных чешуй и масса семян в шишке (Правдин, 1964, 1975; Великайнен, 1974). При этом длину можно точно измерить как на целых, так и на раздолбленных дятлами шишках.

У сосновых шишек не обнаружили статистически достоверных различий между указанными выборками. Дятлы использовали сосновые шишки всех размеров (от 22 до 54 мм длиной) соответственно их встречаемости на деревьях. Средняя длина шишек, раздолбленных дятлами (40,3±0,5 мм), достоверно не отличалась от средней длины собранных нами шишек (40,2±0,2 мм). В то же время создалось впечатление, что дятлы предпочитали использовать сосновые шишки с более гладкой поверхностью семенной чешуи (формы f. plana Christ., f. gibba Christ.), избегая шишек с мощными, загнутыми в виде крючка апофизами (форма f. reflexa Heer).

В отношении ели наши данные показали, что несмотря на то, что дятлы срывали шишки всех встречавшихся на деревьях размеров, они явно предпочитали использовать более мелкие шишки (критерий λ Колмогорова—Смирнова; $\lambda=3{,}643$;

$P<99,9\%$). Средняя длина использованных дятлами шишек была меньше средней длины шишек, собранных нами с деревьев (9,2±0,1 см и 10,0±0,1 см соответственно). Шишки, сорванные дятлами, в среднем были легче на 17±5%.

В нашем случае не удалось обнаружить корреляцию между количеством семян в еловой шишке и ее длиной. В условиях данного сезона количество полноценных семян в еловых шишках определялось прежде всего степенью их поражения насекомыми, главным образом, еловой шишковой листоверткой. Количество пустых семян было довольно постоянным и в среднем составляло 32,1±1,2% от всех внешне нормальных семян. Исходя из этого, мы сочли возможным принять, что среднее количество семян в еловых шишках, срываемых дятлами, соответствует среднему количеству семян в шишках, собранных и исследованных нами.

Результаты наблюдений за характером использования шишек хвойных большими пестрыми дятлами приведены в табл. 2. По данным прошлых лет нам известно, что в изучаемом районе дятлы могут раздалбливать шишки либо только с одной стороны, либо с обеих. В последнем случае дятлы переставляли шишку в «кузнице» после того, как чешуи на одной стороне оказывались разбитыми. Каждая особь использовала преимущественно один из названных двух способов, хотя могла впоследствии его менять. То же самое указывают для D. major pinetorum (Blume, 1964).

Таблица 2

Использование шишек сосны и ели большими пестрыми дятлами

Показатели	Ель	Сосна
Количество шишек, роняемых дятлами при срывании, %	15±10	7±6
Количество шишек (% от числа принесенных дятлами на кузницы)		
1) уроненных при установке в кузницу или при начале долбления	4.4±0.8	1.0±0.7
2) раздолбленных частично или уроненных в процессе долбления	7.0±1.0	5.0±1.6
3) раздолбленных дятлами целиком	88.6±1.2	94.0±1.7
Среднее количество полноценных семян, остающихся в полностью раздолбленной шишке (шт.)	22.6±3.5	0.7±0.17
Среднее количество семян, съедаемых дятлами из одной полностью использованной шишки (шт.)	102.5±7.0	18.0±0.3
Средняя масса семян, съедаемых дятлами из одной полностью использованной шишки (г)*	0.44±0.03	0.122±0.003

Примечание. * Масса измерена при воздушно-сухом состоянии.

Зимой 1980/1981 гг. на изучаемом участке все восемь наблюдавшихся нами дятлов долбили шишки с обеих сторон. Сосновые шишки дятлы использовали с гораздо большей полнотой по сравнению с еловыми. У 63±7% раздолбленных сосновых шишек дятлы вынимали все семена. В остальных оставалось по 1—4 семени. В еловых шишках, раздолбленных дятлами, всегда оставались семена в количестве от 3 до 87 штук. В среднем в полностью раздолбленных сосновых шишках оставалось 3,7±±0,9% семян, в полностью раздолбленных еловых — 18,1±2,7% семян. Как показали наши расчеты (табл. 1 и 2), из одной полностью раздолбленной сосновой шишки дятел добывал в среднем 0,1 г семян, из еловой — 0 ,4 г семян.

Не все шишки, принесенные дятлами на кузницы, оказывались полностью раздолбленными. Часть из них дятлы роняли как неповрежденными, так и в процессе долбления (см. табл. 2). С еловыми шишками дятлам управляться труднее и их они теряли чаще. При смене шишек на кузнице дятлы роняли 4,4±0,8% еловых и только 1,0±0,7% сосновых шишек (различия достоверны). Во время долбления дятлы роняли сосновые и еловые шишки примерно с равной частотой, во всяком случае, достоверные различия обнаружены не были (см. табл. 2). В целом из всех шишек, принесенных на «кузницу», дятлы съедали 93±2% сосновых семян и 76±4% еловых семян (различия достоверны). Как видно из табл. 2, около 10% шишек дятлы роняли при их срывании. Кажется, дятлы чаще теряют еловые шишки. Однако различия недостоверны вследствие небольшого числа наблюдений ($n=27$).

Согласно приближенным расчетам из 1000 сорванных шишек сосны дятлы роняли около 80 шишек неповрежденными и около 50 раздолбленными наполовину. В результате они из 126 г семян, содержавшихся в тысяче шишек, теряли 17 г

(14%). Из 1000 сорванных шишек ели дятлы роняли около 190 шишек неповрежденными и около 60 раздолбленными частично. Учитывая семена, оставшиеся в полностью раздолбленных шишках, дятлы из 540 г семян теряли около 206 г (38%). Следует заметить, что один большой пестрый дятел потребляет тысячу сосновых шишек примерно за две недели, тысячу еловых — за месяц.

Результаты нашего исследования потребления корма большими пестрыми дятлами в условиях короткого зимнего дня представлены в табл. 3. При периоде активности около 7,5 ч в сутки и среднесуточной температуре воздуха около —10° С дятлы съедали за день в среднем 7,1±0,8 г очищенных семян. При коэффициенте усвояемости пищи, принятом за 0,8, метаболизированная энергия *ME* в среднем составляла 160,5±13,8 кдж/сут. Эта величина представляет собой суточный бюджет энергии *DEB* большого пестрого дятла в рассматриваемых условиях. По данным, полученным в условиях уличных вольер зоопарка, *ME* была около 125,7 кдж/сут (Т. Маклашева, личное сообщение), а по измерениям в клетке при T_A — —5° С она составляла 183,5 кдж/сут (Kendeigh et al., 1977).

Таблица 3

Потребление семян хвойных большими пестрыми дятлами зимой 1980/81 гг. в окрестностях г. Печоры Псковской области

(III декада декабря и I декада января; дятлы активны 7,5 ч в сутки; средняя температура воздуха около —10° С)

Показатели	Ель	Сосна	Ель + сосна
Доля в рационе по количеству использованных шишек (%)	77.3±1.4	22.7±1.4	100
Доля в рационе по массе съеденных семян (%)	92±8	8±8	100
Среднее количество шишек, раздалбливаемых дятлом за сутки (шт.)	21.3±1.3	6.2±0.4	27.5±1.7
Среднее количество семян, добываемых дятлом за сутки (тыс. шт.)	2.2±0.2	0.1±0.01	2.3±0.2
Средняя масса добываемых семян (г)	9.4±0.8	0.8±0.04	10.1±0.8
Средняя масса съедаемых ядер (г)	6.6±0.8	0.6±0.04	7.1±0.8
Большая энергия *GE* (кдж/сут)	185.2±16.3	15.1±0.8	200.3±16.8
Метаболизированная энергия *ME* при коэффициенте усваивания пищи *MEC*=0,8 (кдж/сут)	148.3±13.4	12.2±0.8	160.5±13.8

Бюджет времени и расход энергии

Результаты хронометрирования активности большого пестрого дятла представлены в табл. 4. В третьей декаде декабря и первой декаде января дятлы были активны около 7,5 ч в сутки. Около 16,5 ч в сутки дятлы проводили в дуплах. В одном случае место ночлега находилось в 350 м (12 с полета) от излюбленного места раздалбливания шишек.

В морозные дни основную часть светлого времени суток дятлы были заняты раздалбливанием шишек. Непосредственно на процесс долбления уходило 4,7 ч в сутки. Еще около 0,8 ч дятлы тратили на разыскивание, срывание и перенос шишек. Около 0,1 ч тратилось на поедание снега.

На социальные контакты дятлы тратили около 0,6 ч в сутки. Половина этого времени уходила на издавание крика *"кик"* При этом дятлы обычно усаживались на вершины елей и сидели так порой до 5—6 мин, крича 30—50 раз в минуту. Как правило, когда кричал один

Таблица 4

Суточный бюджет времени и энергии большого пестрого дятла по наблюдениям зимой 1980/81 гг. в окрестностях г. Печоры Псковской области
(III декада декабря и I декада января; период активности 7,5 ч в сутки; средняя температура воздуха около —10° С; питание преимущественно семенами ели)

Формы поведения	Энергетические коэффициенты, *ВМ*/ч	Затраты времени, ч	Затраты энергии, *ВМ*
Ночной сон	1.0	16.5	16.5
Долбление шишек	1.6	4.7	7.52
Полет	12.0	0.06	0.72
Срывание и установка шишек:			
высматривание шишек	1.3	0.2	0.26
лазание	1.6	0.1	0.16
срывание шишек	1.6	0.5	0.8
Поедание снега	1.3	0.1	0.13
Дневной отдых	1.12	0.84	0.94
Затаивание от ястреба	1.3	0.1	0.13
Уход за оперением	1.3	0.1	0.13
Крик *«кик»* (дятел сидит)	1.3	0.3	0.39
Лазание по деревьям	1.6	0.2	0.32
Лазание по деревьям во время социальных контактов	1.6	0.3	0.48

Примечание. Расход энергии при условной температуре +30° С 28.48 ВМ, 88,60 кдж/сут. Расход энергии на терморегуляцию при —5° С — 72,91 кдж/сут, *DEB* при —5° С — 161,51 кдж/сут.

дятел, ему издалека начинали откликаться другие. Иногда соседние дятлы подлетали друг к другу. Чаще всего встречались птицы разного пола. На позирование уходило порядка 15 с за 10 мин контакта. Основная форма активности при встречах — это лазание по стволам и ветвям деревьев, на что уходило 0,3 ч в день. На полеты при социальных контактах дятлы тратили около 1 мин в день.

В целом на полет большие пестрые дятлы тратили очень мало времени — всего около 4 мин в сутки. Из них 2,5 мин уходило на полеты за шишками. При этом около 1,2 мин в сутки дятлы находились в воздухе с шишкой в клюве. Очевидно, что во время полета с грузом дятлы тратят больше энергии. Мы учли это, приняв, что при увеличении нагрузки потребная для полета мощность возрастает как вес в степени 5/6 (Дольник, 1969; Pennycuick, 1969). Вследствие кратковременности полета с нагрузкой дополнительный расход энергии не превышал 0,42 кдж.

На процесс лазания по деревьям дятлы затрачивали около 0,6 ч в сутки. При этом 0,3 ч дятлы лазали во время социальных контактов, 0,1 ч — при срывании шишек, 0,2 ч — при других формах поведения. Из этого времени в течение примерно 0,1 ч дятлы, возможно, могли добывать насекомых. Время, затрачиваемое на долбление вне «кузниц», в рассматриваемый период было незначительным и нами не учитывалось.

На дневной отдых, когда дятлы спокойно сидели в кронах сосен и елей, уходило около 0,9 ч в сутки. Очень мало времени дятлы тратили на уход за оперением — около 0,1 ч в сутки.

В изучаемом районе большие пестрые дятлы — обычные объекты охоты ястребов-тетеревятников (Accipiter gentilis (L.)). Ястреба незаметно подкрадывались к «кузницам» и нападали на долбящих дятлов. При появлении ястреба или его крике дятлы сразу прекращали долбление и затаивались на «кузнице», обычно втягивая голову в плечи. Один раз дятел неподвижно просидел в такой позе более 5 мин. По-

добным образом дятлы реагировали на пролетающих низко над лесом воронов (Corvus corax L.). Затаивание занимало заметную часть дневного бюджета дятла, в среднем 0,1 ч в сутки, но в некоторых случаях гораздо больше.

В дни оттепели поведение дятлов сильно менялось. Специальное хронометрирование их активности в это время не проводили. Судя по отдельным наблюдениям, в такие дни дятлы появляются на кузницах на час позже. Утреннее время они посвящают демонстративному поведению, в частности, издаванию барабанной дроби. По наблюдениям, проведенным за двумя дятлами 14 января, в среднем в течение часа такой активности дятлы 0,6 ч сидели, издавая барабанную дробь 1—2 раза в минуту, 0,4 ч лазали по деревьям, около 1,5 мин находились в воздухе. Кормовая активность в дни оттепели занимала в суточном бюджете времени примерно на 1,5 ч меньше, чем в морозные дни.

Затраты времени на кормовую активность большого пестрого дятла были прослежены нами особенно подробно (табл. 4 и 5). Всего на добывание семян из шишек хвойных дятлы тратили 5,5 ч в сутки (23% времени суток или 73% времени активности). Пятнадцать процентов времени, посвященного кормодобыванию, дятлы тратили на нахождение, срывание и транспорт шишек. Причем, около четверти этого времени уходило на высматривание шишек.

Таблица 5

Затраты времени на добывание семян из шишек сосны и ели у большого пестрого дятла

Затраты времени	Ель	Сосна
На полное раздалбливание шишки, в среднем (мин)	11.8±0.7	5,0±0,3
На срывание шишки, в среднем (с)	5.3±1.5	25.8±7,7
На смену шишки в кузнице, в среднем (с)	13.4±1.0	2,8±0,1
Минимальная величина промежутка между долблениями двух шишек (мин)	0.53	0.42
Средняя величина промежутка между долблениями двух шишек (мин)	2.07±0.24*	
Время нахождения в воздухе при полете за шишкой и обратно, в среднем (с)	4.6±0.2*	

Примечание. * Для этих величин не найдены достоверные различия между сосновыми и еловыми шишками.

Закончив долбить очередную шишку, дятел обычно лез вверх по стволу и 0,1—0,5 мин сидел на дереве с «кузницей». Обычно в это время дятлы испражнялись. Реже они выбрасывали помет во время долбления. Как показали подсчеты, дефекация происходила около 11 раз в день, что в среднем составляло 1,6 раз в час. На нее дятлы тратили не более 25 с в день. Около 12 раз в день, в среднем 1,7 раз в час, дятлы заглатывали снег. Обычно они клевали снег, лежащий на ветвях. Иногда они спускались вниз и брали снег с земли. За день они проглатывали около 130 порций снега, захватываемых боковым движением клюва. На процесс поедания снега уходило в среднем 6 мин в сутки.

Дятлы рвали шишки обычно не далее 25 м от «кузницы», чаще всего — 5—10 м. На полет в одну сторону уходило 2,28±0,16 с. Прилетев на избранное дерево, дятлы до 0,5 мин были заняты высматриванием шишек. Срывали их дятлы несколькими способами. Сосновые шишки дятлы чаще всего срывали методом, описанным Blume (1964). Сидя на ветви, дятел отгибал шишку, придерживал ее грудью и ударами клюва измочаливал корешок. При этом он несколько раз крутил шишку клювом, пока она не отрывалась. Примерно в одной трети случаев дятлы рвали сосновые шишки, подвесившись к тонкой ветви снизу. В очень редких случаях дятлы подвешивались к самой шишке, перерубали ударами клюва черешок и в момент отделения шишки от ветви перехватывали шишку из лап в клюв. В связи с описанным способом следует заметить, что в литературе были описаны единичные случаи переноса шишки в лапах (Steinfatt, 1937). Еловые шишки дятлы обычно рвали, подвесившись к ветви или шишке снизу. Несколькими ударами клюва дятел почти перерубал черешок, затем отрывал шишку, взяв ее клювом за верхнюю треть. Не приходилось видеть, чтобы дятлы ловили падающую шишку в воздухе, как это описывает Blume (1964). По-видимому, такое отличие в способе срывания связано с тем, что в районе наших исследований шишки ели мельче, что позволяет дятлам легче управляться с ними. Наши наблюдения показали, что еловые шишки дятлы срывали гораздо быстрее, чем сосновые, где им приходилось долго перерубать стебелек. В первом случае дятлы затра-

чивали в среднем 5±2 с на шишку ($n=4$), во втором — 26±8 с ($n=4$). Разница статистически достоверна.

В полете дятлы переносили шишку, держа в клюве за вершину. Прилетев на дерево с «кузницей», дятлы садились обычно несколько ниже «кузницы» и прыжками поднимались вверх. Добравшись до вставленной в щель разбитой шишки, дятлы помещали вновь принесенную шишку между стволом и оперением груди. Сосновую шишку они держали вертикально, еловую клали поперек. Если «кузница» была расположена на вертикальном стволе, то шишка при этом практически лежала у дятла на лапах. Если «кузница» находилась на наклонной или горизонтальной ветви, дятел прижимал шишку грудью. Затем дятлы вытаскивали клювом старую шишку и выбрасывали ее. Вновь принесенную сосновую шишку дятлы брали клювом за вершину и вставляли в щель. В случае с еловой шишкой, они сначала несколькими ударами клюва отгибали одну из семенных чешуй и, взяв ее клювом, приподнимали шишку и вставляли ее в «кузницу». При установке в «кузницу» дятлы быстрее управлялись с сосновыми шишками. На смену шишки сосны дятлы в среднем тратили 2,8±0,2 с ($n=5$), на смену шишки ели — 13,4±1 сек ($n=5$). Разница статистически достоверна.

Большие пестрые дятлы обрабатывали шишки по определенной системе. Они начинали долбить от основания шишки и заканчивали верхушкой. Реже первые удары приходились примерно на нижнюю треть шишки. В процессе долбления дятлы перемещались вокруг шишки, долбя ее с разных сторон. Если шишка выпадала из щели, дятлы брали ее клювом за чешуи, приподнимали и с силой вновь вставляли в щель «кузницы». В ходе долбления дятлы несколько раз вынимали шишку и поворачивали ее другой стороной. Наносимые дятлами удары были двоякого рода. Сильными боковыми ударами дятлы разбивали чешуи. По фотографиям долбящих дятлов удалось определить, что при долблении сосновой шишки такие удары направлялись под углом 42—62° к оси шишки (в среднем 54°, $n=5$). Затем дятлы более слабыми ударами раздвигали семенные чешуи и выедали семена. На доставание и поедание семян уходило примерно 1/4 времени обработки шишки.

На полное раздалбливание одной сосновой шишки дятлы затрачивали от 3,0 до 7,95 мин, в среднем 5,0±0,3 мин. На раздалбливание одной еловой шишки им требовалось от 7,0 до 16,1 мин, в среднем 11,8±0,7 мин. Разница статистически достоверна.

Анализ магнитофонных записей стука дятлов на кузницах показал, что частота ударов клювом при долблении сосновых и еловых шишек не различается. Средняя частота ударов клювом при долблении шишек была равна 133±1,9 удар/мин. Для сравнения можно привести полученные нами данные о частоте ударов клювом у малого пестрого дятла (Dendrocopos minor (L.)). При долблении им коры сухой ели частота ударов была в среднем 280±15 удар/мин, т. е. вдвое больше, чем у большого пестрого дятла.

Легко подсчитать, что для раздалбливания одной сосновой шишки большой дятел производит в среднем 665±40 ударов, для раздалбливания одной еловой шишки — 1569±93 удара. Для добывания 1 г сосновых семян дятлу нужно сделать 5,5±0,3 тысяч ударов, для добывания 1 г еловых семян — 3,6±0,2 тысячи ударов (разница достоверна при $P>99,9\%$). При наблюдавшемся нами кормовом режиме (см. табл. 3) дятлы делали около 37,5 тысяч ударов клювом в день.

Исходя из большой продолжительности процесса долбления, правомерно заключить, что она должна представлять для дятла умеренную работу. Энергетическую стоимость долбления можно оценить как сходную с энергетической ценой умеренной педальной работы, т. е. 1,6 *BM* (см. расчет в табл. 4).

Теперь рассчитаем *DEB*, исходя из *DTB*. Мы имеем возможность оценить энергетическую стоимость долбления, комбинируя данные хронометрирования и измерения *DEB* по потреблению семян. Разность между измеренным по потреблению корма *DEB* и энергетическими затратами на остальные формы активности (для которых определены коэффициенты расчета расхода энергии (см. табл. 4) и на терморегуляцию должна давать затраты энергии на долбление.

Среднесуточная температура воздуха в период исследований была —10° С, однако ночью дятлы спали в дуплах. По данным Г Б. Зонова (1969), большие пестрые дятлы во время сна обычно прикрепляются ко внутренней стенке дупла, почти не касаясь его дна. Температура воздуха в дупле со спящей птицей выше температуры наружного воздуха на 6—8° Такого же порядка цифры приводит для ночующих в тесных дуплах синиц А. В. Андреев (1980). Таким образом, суще-

ственного повышения температуры воздуха в дуплах с ночующими птицами не происходит. В то же время птицы защищены от ветра и осадков. В рассматриваемый период большие пестрые дятлы проводили в дуплах около 16,5 ч в сутки. Учитывая повышение температуры воздуха в дупле примерно на 7°, можно принять, что среднесуточная температура окружающего дятла воздуха была около —5° С. Используя удельную теплоотдачу терморегуляции 1,83 кдж/град.×сут, измеренную для большого пестрого дятла в зимний период в лабораторных условиях (Kendeigh et al., 1977), получаем расход энергии на терморегуляцию 72,91 кдж/сут. Если мы примем *BM*=3,11 кдж/ч, основанное на измерениях базального метаболизма большого пестрого дятла зимой в лабораторных условиях, то получим, что расходуемая при долблении мощность составляет около 1,6 *BM* (совпадение этой оценки с принятой нами при расчете *DEB* по *DTB* не преднамеренное). Энергетическая цена долбления оказывается равной энергетической стоимости умеренной педальной активности.

Используя данные, приведенные в табл. 2—5, можно рассчитать затраты времени и энергии на питание. Применяемый дятлом способ добывания семян хвойных путем раздалбливания шишек на «кузницах» обеспечивает получение 1 г сосновых семян за 41±3 мин, 1 г еловых семян — за 27±2 мин (различия достоверны при $P>99{,}9\%$). На добывание 1 г сосновых семян дятел тратит около 3,40 кдж, на добывание 1 г еловых семян — около 2,24 кдж. Таким образом, при долблении дятлом сосновых шишек, получаемая с кормом энергия превышает затраченную в 8 раз, при долблении еловых шишек — в 13 раз. Время, затрачиваемое на все кормовое поведение, несколько больше, т. к. включает в себя также время, затрачиваемое на полет за шишками, их поиски, срывание, установку на «кузнице». Общие затраты времени на добывание 1 г корма при питании сосновыми семенами были 45 мин, при питании еловыми семенами — 28 мин. Эффективность добывания корма у большого пестрого дятла в наблюдавшихся условиях, рассчитанная как отношение энергии, получаемой с кормом, к энергии, затраченной на его добывание, оказалась равной 6,0. Можно рассчитать, что при питании только еловыми семенами эффективность добывания корма будет 6,3; только сосновыми — 4,1. Полученные данные свидетельствуют о большей эффективности питания большого пестрого дятла при использовании шишек ели по сравнению с шишками сосны.

Обсуждение

В литературе имеются некоторые сведения о количестве семян, извлекаемых дятлами из шишек, а также суточном потреблении этого корма (Формозов, 1934, 1976; Данилов, 1937; Pynnönen, 1939; Pulliainen, 1963; Conrads, Mensendiek, 1973). Собранные нами данные находятся в соотвествии с ними, хотя неполнота ранее проводившихся исследований не дает возможности провести адекватное сравнение.

DEB, определенный по количеству потребляемого корма, оказался равным 160,5 кдж/сут. *DEB*, определенный по *DTB*, оказался выше — 161,5 кдж/сут., хотя различия невелики. Значение *DEB,* полученное по клеточным птицам, заметно выше — 183,5 кдж/сут. Вероятно, наблюдаемые различия связаны с тем, что терморегуляционные затраты у видов птиц, зимующих при низких температурах, ниже, чем следует из расчетов по уравнениям, полученным в лаборатории (Андреев, 1980).

Следует остановиться на перестройках *DTB* при потеплении. В это время происходит заметное сокращение времени на питание. При этом кормовая активность замещается демонстрацией, примерно соответствующей ей по энергетической стоимости. В результате наблюдается известная стабильность энергетического бюджета, несмотря на изменения температуры внешней среды.

Полученные материалы свидетельствуют о высокой эффективности добывания корма у большого пестрого дятла. Отношение энергии, полученной с пищей, к энергии, затраченной на ее добывание, составляет от 4,1 при питании сосновыми семенами до 6,3 при питании еловыми семенами. У других изученных видов птиц в зимнее время эффективность кормодобывания варьирует от 2,7 у хищных птиц (Koplin et al., 1980) до 12 у кедровки Nucifraga caryocatactes (рассчитано по данным Андреева, 1980; см. ст. В. Р. Дольника, наст. сб.).

Сравнение с кедровкой особенно интересно, так как она также питается семенами хвойных. В частности, исследование А. В. Андреева проведено на кедровках, питавшихся орешками кедрового стланника (Pinus pumula (Pall.) Regel.). Высокая эффективность питания как кедровки, так и дятла обусловлена большой калорийностью используемых кормов — семян хвойных деревьев. Этот корм для большинства его потребителей доступен лишь в относительно непродолжительный период года.

Специализация рассматриваемых видов к питанию семенами хвойных связана, прежде всего, с расширением сезона их использования. Для этого используются специальные поведенческие адаптации. Кедровка создает запасы. Большой пестрый дятел способен добывать семена из закрытых шишек сосны и ели, что, кроме него, делают только клесты (Loxia curvirostra L., L. pityopsittacus Borkh.) и белка (Sciurus vulgaris L.).

В хвойных бореальных лесах большие пестрые дятлы питаются зимой почти исключительно семенами хвойных, находясь в сильной зависимости от урожаев семян этих видов деревьев. Для ели характерно резкое чередование урожайных и неурожайных лет с периодом 3—4 года. У сосны в европейской части СССР богатые урожаи повторяются через 4—5 лет, но в целом преобладают средние урожаи. Кроме того, для ели свойственна большая однородность географического размещения урожаев, тогда как для сосны — мозаичное сочетание разнородных урожаев на небольших площадях (Данилов, 1952). Характер плодоношения делает сосну более надежной кормовой базой для большого пестрого дятла.

В то же время питание семенами ели примерно в полтора раза эффективнее, чем семенами сосны. Для получения одинакового количества энергии дятел затрачивает в 1,7 раз больше времени при питании семенами сосны, чем при питании семенами ели. Это различие может иметь существенное значение в условиях короткого дня и низких температур. Можно предположить, что в северных частях ареала (там, где продолжительность зимнего дня менее 6 ч) большие пестрые дятлы должны питаться в основном семенами ели и иметь лабильные территориальные связи. В более южных областях дятлы трофически сильнее связаны с сосной и ведут более оседлый образ жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев А. В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М., «Наука», 1980, 176 с.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., «Наука», 1978, 189 с.

Великайнен М. И. Лесорастительные условия и характеристика сосновых лесов Карелии. — В кн.: Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск, 1974, с. 5—30.

Глазов М. В., Тишков А. А., Чернышев Н. В. Значение деятельности животных в репродуктивном цикле ели. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, № 5, с. 16—25.

Данилов Д. Н. Урожай семян ели и его использование белкой, клестами и большим пестрым дятлом. — Бюлл. МОИП, нов. сер., отд. биол., 1937, т. 46, № 5, с. 292—298.

Данилов Д. Н. Калорийность основных кормов белки. — Зоол. ж., 1938, т. 17, вып. 4, с. 734—738.

Данилов Д. Н. Периодичность плодоношения и географическое размещение урожаев семян хвойных пород. М.—Л., Гослесбумиздат, 1952, 60 с.

Дольник В. Р. Биоэнергетика летящей птицы. — Журн. общ. биол., 1969, т. 30, с. 273—291.
Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология, вып. 15, М., изд. МГУ, 1980, с. 63—72.
Зонов Г. Б. Характеристика зимнего температурного режима в дуплах, занятых птицами. — В кн.: Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов, Новосибирск, 1969, с. 102—108.
Иноземцев А. А. Значение высокоспециализированных птиц-древолазов в лесном биоценозе. — Орнитология, вып. 7, М., изд. МГУ, 1965, с. 416—436.
Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана, т. 1. Л., изд-во ЛГУ, 1982, (в печати).
Митрофанов П. Н., Гавлюк Э. В. К вопросу о биологии и поведении большого пестрого дятла. — В кн.: Биология питания, развития и поведение птиц. Л., изд. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 1976, с. 61—84.
Осмоловская В. И., Формозов А. Н. Очерки экологии некоторых полезных птиц леса. — В кн.: Птицы и вредители леса. М., изд. МОИП, 1950.
Померанцев Д. В., Шевырев И. Я. Значение насекомоядных птиц в лесу и степи (Исследования по вопросу о питании птиц). — В кн.: Труды по лесному опытному делу в России, вып. 24, С.-П., 1910, 99 с.
Поспелов С. М. К вопросу о хозяйственном значении дятлов в лесах Ленинградской области. — Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 4.
Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., «Наука», 1964, 192 с.
Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., «Наука», 1975, 176 с.
Прокофьева И. В. О кормовом режиме большого пестрого дятла в Ленинградской области. — Научн. докл. Высш. шк., биол. науки, 1971, № 1, с. 20—25.
Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М., изд. ГУ, 1968, 462 с.
Сироткин А. В. О территориальных связях большого пестрого дятла. — В кн.: Матер. IX Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1976, с. 250—251.
Формозов А. Н. К вопросу о межвидовой конкуренции. Взаимоотношения белки (Sciurus vulgaris L.), клестов (Loxia curvirostra L.) и большого пестрого дятла (Dryobates mayor L.). — Докл. АН СССР, нов. сер., 1934, т. 3, № 3, с. 197—201.
Формозов А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. — М., «Наука», 1976, 309 с.
Черных Л. А. Материалы по экологии большого пестрого дятла в Башкирии (Dendrocopos mayor L., Picidae, Aves). — Н кн.: Фауна и экология животных. М., 1972, с. 165—170.

Alatalo R. Resource partitioning in Finnish woodpeckers. — Ornis fenn., 1978, v. 55, N 2, p. 49—59.
Blume D. Arbeitsmethoden des Buntspechts bei der Zapfenernte. — Vogel-Kosmos, 1964, N 4, p. 87—91.
Conrads K., Mensendiek H. Beobachtungen an Fichtenzapfenschmieden des Buntspechtes (Dendrocopos major) im NSG «Donoper Teich» bei Detmold. — Ber. naturw. Ver. Bielefeld, 1973, v. 21, p. 97—117.
Eriksson K. Erruption and wintering ecology of the great spotted woodpecker Dendrocopos major. — Ornis Fennica, 1971, v. 48, N 2, p. 69—76.
Hogstad O. Trekk fra flaggspettens (Dendrocopos major) vinternaering. — Sterna, 1971, v. 10, p. 233—241.
Kendeigh S. Ch., Dolnik V R., Gavrilov V. M. Avian energetics. — In. «Granivorous birds in ecosystems» (eds. J. Pinowski. S. C. Kendeigh). International biological Programme, v. 12, Cambridge University Press, 1977.
Koplin J. R., Collopy M. W., Bammann A. R., Levenson H. Energetics of two wintering raptors. — Auk, 1980, v. 97, N 4, p. 795—806.
Pennycuick C. J. The mechanics of bird migration. — Ibis, 1969, v. 111, p. 525—556.
Pulliainen E. Observations on the autumnal territorial behaviour of the great spotted woodpecker, Dendrocopos mayor (L.). — Ornis fennica, 1963, v. 40, N 4, p. 132—139.
Pynnönen A. Beitrage zur Kenntnis der Biologie finnischer Spechte. 1. — Annales Zoologici Societatis Zoologicae—Botanicae—Finnicae Vanamo, 1939, v. 7, N 2, p. 1—166.
Pynnönen A. Beitrage zur Kenntnis der Biologie finnischer Spechte. II. Die Nahrung. — Annales Zoologici Societatis Zoologicae—Botanicae—Feanicae Vanamo, 1943, v. 9, N 4, p. 1—60.
Roskeland A. Storflaggspettens (Dendrocopos mayor) ernaering og levevis. — Naturen, 1931, v. 55, p. 51—57.
Steinfatt O. Aus dem Leben des Grossbuntspechtes. — Beitr. Fortpfl. Vögel, 1937, v. 13, p. 45—54, 101—113, 144—147.

A. V. Bardin

THE TIME AND ENERGY BUDGET OF THE GREAT SPOTTED WOODPECKER (DENDROCOPOS MAJOR MAJOR (L.) IN WINTER

ABSTRACT. — Feeding behaviour, food requirement and daily activity of the Great spotted woodpeckers were studied during December 1980 and January 1981 at Pechory, Pskov region. In boreal forest the winter diet of the woodpeckers consisted nearly exclusively of seeds of pine (Pinus sylvestris) and spruce (Picea excelsa). Animal foods formed an insignificant proportion of the diet. Patterns of seed crop utilization by woodpeckers are demonstrated in table 2, 3 and 5. Average daily food consumption has been estimated to be 10.1±s. d. 0.8 g of seeds (7.1±0.8 g of shelled seeds). *GE* has been calculated to be 200.3±16.8 kJ/day. *ME*=160.5±13.8 kJ/day has been got by taking *CU*=0.8. Time budget of the Great spotted woodpeckers in mid-winter period is given in table 4. Daily the woodpeckers spent 16.5 hr sleeping in holes and 5.5 hr feeding. Total length of time in flight was measured to be average 4 min/day. Time devoted to pecking was 4.7 hr per day. While extracting seeds from cones, the woodpeckers was pecking at rates of averages 133.0±1.9 pecks/min. Metabolic cost of pecking has been found at 1.61 *BMR*. Under study conditions efficiency of feeding of the woodpeckers has been estimated to be 6.0.

Р. Л. Потапов

БИОЭНЕРГЕТИКА ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ (TETRAONIDAE) В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

В процессе изучения зимней экологии тетеревиных птиц Европейского Севера (1964—1970) было обращено внимание на ряд особенностей их жизни в этот период, делавших возможным определение суточных бюджетов энергии (*DEB*) в природе (до этого все измерения проводились на птицах в условиях клеточного или вольерного содержания). Задачу облегчали следующие обстоятельства: 1) высокая степень оседлости большинства особей тетеревинных птиц в зимний сезон; 2) их малая подвижность и пребывание большую часть суток в подснежной камере; 3) относительная легкость сбора экскрементов в снегу и наличие возможности собирать все суточное количество экскрементов отдельной особи; 4) крайнее однообразие зимней диеты. Кроме того, большое количество данных, полученных при обработке промысловой добычи, позволило построить довольно точные кривые динамики массы тела в течение зимы для каждого вида. С использованием этих особенностей была разработана методика для определения *DEB* ряда видов тетеревиных птиц в природе, что вскоре дало возможность вместе с привлеченным к этой работе А. В. Андреевым, бывшим тогда студентом-дипломантом Ленинградского университета, опубликовать первую работу по зимней биоэнергетике полевого тетерева, Lyrurus tetrix (Потапов, Андреев, 1973). В дальнейшем был продолжен сбор фактического материла на эту тему, причем для повышения точности результатов особое внимание уделялось разработке различных способов определения энергетического бюджета тетеревиных птиц. Особенно перспективным оказалось определение *DEB* по времени, затрачиваемому птицами на различные виды активности, т. е. по суточному бюджету времени (*DTB*). Эта задача стала возможной благодаря определению энергетической стоимости отдельных типов активности и разработке соответствующих коэффициентов (Дольник, 1980). В это же время А. В. Андреев уже самостоятельно развернул аналогичные исследования в одном из наиболее суровых по климату мест обитания лесных тетеревиных птиц — бассейне р. Колымы, где получил ряд уникальных данных, обобщенных им в недавно опубликованной сводке (Андреев, 1980). Примерно в этот же период аналогичные работы стали проводиться и в Се-

верной Америке, а также в Великобритании (McBee, West, 1969; Moss, 1968, 1973; Moss, Parkinson, 1972; West, 1972 и др.), и к настоящему времени мы уже располагаем фактическим материалом, достаточным для воссоздания общей картины зимней биоэнергетики тетеревиных птиц.

Настоящее сообщение посвящено результатам изучения зимней биоэнергетики тетеревиных птиц Европейского Севера (рябчик, Bonasa bonasia; глухарь, Tetrao urogallus; белая куропатка, Lagopus lagopus и полевой тетерев, Lyrurus tetrix), а также общей оценке полученных результатов с эволюционной точки зрения. Автор статьи выражает особую признательность В. Р. Дольнику за активную консультативную помощь и постоянную стимуляцию проведения исследований в данном направлении.

Методики изучения суточного бюджета энергии (DEB) тетеревиных птиц в природе

Первоначально методика строилась на выяснении основных компонентов, позволяющих вычислить ежедневное потребление энергии тетеревиной птицей. Компоненты эти следующие.

1. Общее количество корма, потребляемого птицей за сутки и его энергетическая стоимость, т. е. так называемая «большая энергия» (*GE*).

Определение суточного рациона — самая трудная задача во всей работе. До сих пор оно осуществлялось отстрелом птиц, особенно в тот момент, когда птица уходит на ночевку под снег. Как показали длительные полевые наблюдения, большинство тетеревиных птиц в условиях достаточно суровой зимы (—20° и ниже) может проводить под снегом до 23 часов в сутки, ограничиваясь либо одной утренней кормежкой, либо выходя второй раз вечером. Нередко птицы кормятся все светлое время дня с небольшим перерывом посередине. В любом случае, уходя на ночевку под снег, птица имеет в зобу то количество корма, которого должно хватить до следующей кормежки. Наблюдения в природе показывают, что в большинстве случаев этот корм полностью расходуется к моменту выхода на утреннюю кормежку. Зная количество этого корма, достаточного для данного отрезка времени, и предполагая, что потребность в корме в течение суток более-менее равномерна (кишечник тетеревиных птиц работает зимой непрерывно, в особенности слепые кишки) можно экстраполировать эту потребность на все сутки (Лобачев, Щербаков, 1936; Семенов-Тяншанский, 1959). Количество корма в зобу при уходе на ночевку может быть определено только путем отстрела или отлова птицы. Энергия корма определяется его прямым калориметрированием. Недостатки этого метода: необходимость отстрела птиц, что нежелательно и не всегда возможно, а также необязательное расходование корма к утру, что в единичных случаях обнаружено мною у Tetrao urogallus.

2. Суточное количество экскрементов и их калорийность, дающие величину экскреторной энергии (*EE*).

Определяется сбором экскрементов как тонкого, так и слепого отделов кишечника в подснежных камерах, на местах отдыха и кормежек. Напомним, что экскременты тетеревиных птиц выделяются в виде твердых, цилиндрической формы «колбасок», представляющих собой главным образом спрессованную в прямой кишке клетчатку, прошедшую весь пищеварительный тракт и миновавшую входные отверстия слепых кишок, а также в виде полужидкого, вязкого вещества желтовато-коричневого цвета. Последнее выделяется слепыми кишками, как правило, раз в сутки, в момент оставления места ночлега. Время пребывания птиц в камерах определялось поначалу только прямыми наблюдениями. Впоследствии эти наблюдения, полученные в достаточном числе, позво-

лили установить, что скорость выделения твердых экскрементов зимой примерно одна и та же у всех видов тетеревиных птиц, независимо от времени суток и температуры окружающей среды, составляя в среднем 11—12 мин на 1 «колбаску». Это дало возможность, во-первых, по одной пробе экскрементов данной особи установить их суточное количество, учитывая, что в сутки в среднем выделяется 120 «колбасок». Проверка этого факта проводилась неоднократно, особенно в тех случаях, когда птица пребывала в одном месте более суток и удавалось собрать все суточное количество экскрементов. Указания на то, что в ночное время скорость выделения твердых экскрементов замедляется (West, 1972) нашими данными пока не подтвердилось. При наблюдениях в природе следует учитывать, что экскременты слепых кишок, если они оказываются в подснежной камере или около нее, как правило, указывают на то, что птица покинула место ночевки утром, в спокойном состоянии. Отсутствие таких экскрементов говорит о том, что камера эта — либо место дневного отдыха, либо покинута птицей внезапно.

Калорийность экскрементов также определялась прямым калориметрированием. Накопившиеся данные позволяют установить, что калорийность основных зимних кормов тетеревиных птиц примерно одна и та же и варьирует в сравнительно небольших пределах (4.4—5.6 ккал/г). То же самое относится и к калорийности твердых экскрементов (4.8—5.1 ккал/г). В то же время калорийность экскрементов слепых кишок менее постоянна и зависит от вида птицы, географического положения местности, определяющей степень суровости зимы.

Как показали специальные биохимические анализы, выполненные по нашей просьбе, экскременты слепого кишечника содержат ряд хорошо усваиваемых веществ, прежде всего, свободные жирные кислоты, но чем суровее условия зимы, тем более полно усваиваются они птицей, а следовательно, тем меньше становится и масса, и калорийность этих экскрементов.

Узнав таким образом общую энергию, поступившую в организм птицы, и экскреторную энергию, мы легко устанавливаем величину метаболизированной энергии (*ME*) по простой формуле:

$$ME = GE - EE \qquad (1)$$

Отсюда уже по следующей формуле легко определить *DEB*:

$$DEB = ME + m E_1, \qquad (2)$$

где m — суточное изменение массы тела, а E_1 — калорический эквивалент 1 г этой массы.

Оценивая возможности этого метода, мы видим, что наиболее уязвимое его место — определение величины суточного рациона и отсюда величины *GE*, поэтому крайне важно разработать эффективные методы определения коэффициента усвоения пищи (*MEC*). Значение последнего дает возможность определения *GE* только по экскреторной энергии по формуле

$$GE = \frac{EE}{1 - MEC} \; 100 \qquad (3)$$

Экскреторная же энергия, как мы видели, определяется наиболее точно.

Для определения *MEC* наметились две возможности. Первая — приблизительное определение средних значений *MEC* по прямым данным, полученным при содержании в неволе и методом отстрела. Кажущийся наиболее идеальным метод определения *MEC* в условиях вольерного содержания до сих пор невыполним по причине крайней трудности содержания тетеревиных птиц на естественных кормах. До сих пор это

еще никому не удавалось без того, чтобы птицы не начали быстро истощаться. Поэтому в рацион вольерных птиц сразу же начинают вводиться легко усваиваемые пищевые концентраты, что, конечно, делает невозможным определение коэффициента усвоения натурального корма. Исключение составляет только остроумный эксперимент Мосса (Moss, Parkinson, 1972), где в опытах с Lagopus lagopus scoticus использовались передвижные вольеры. Экспериментальные птицы питались естественным кормом — вереском, находясь в вольерах, которые медленно передвигались по вересковому полю по мере потребления птицами этих растений. Среди остальных тетеревиных птиц эта методика может быть применена зимой только для полынного тетерева, Centrocercus urophasianus, также питающегося зимой исключительно наземной травянистой растительностью (черная полынь).

Все полученные к настоящему времени данные показывают, что у различных видов тетеревиных птиц в зимнее время *MEC* изменяется в пределах от 29 до 45% (Moss, 1972; Pulliainen et al., 1968; Андреев, 1980 и др.). Он может изменяться в течение зимы у одних и тех же птиц, но в среднем в середине зимы при $T_А$ — 10° — —15° составляет около 31—33%.

Второй путь — обнаружение такого маркера в пище, который, пройдя пищеварительный тракт птицы, весь выводится с экскрементами. Зная его содержание в экскрементах и корме, легко вычислить и количество последнего по одним лишь экскрементам по формуле

$$DR = \frac{x_{экс}}{x_{п}}, \qquad (4)$$

где *DR* — сухой вес дневного рациона, $x_{экс}$ — количество маркера в суточной порции экскрементов, а $x_{п}$ — содержание его в корме. Сначала, по совету А. В. Андреева, был использован «зольный» метод, основанный на том, что зольные элементы в процессе пищеварительного процесса усваиваются зимой в очень незначительной степени. Однако определение содержания золы оказалось простым только для корма и твердых экскрементов, но затруднительным для экскрементов слепых кишок. Прокаливание последних сопровождается, вероятно, специфичными реакциями, поскольку с какого-то момента вес несгоревшего остатка может даже увеличиваться, что дает значительный разброс результатов, поэтому наиболее перспективным по точности, хотя и более трудоемким является метод вычисления суточного рациона по содержанию *Mg* в пище и в экскрементах. *Mg* в зимнее время совершенно не усваивается птицей (Moss, Parkinson, 1972).

В настоящее время в качестве наиболее простого метода, не связанного с отстрелом птиц и дающего удовлетворительные результаты, можно предложить способ, основанный на определении экскреторной энергии и определении по ней метаболизированной энергии с помощью *MEC,* вычисленного однажды экспериментально и достаточно постоянного у данного вида для данного вида корма и при данной $T_А$ среды. Причем изменения величины *MEC,* происходящие в течение зимы, можно определить по формуле

$$MEC = y - \frac{EE_{с}}{GE}, \qquad (5)$$

где *У* — величина постоянная и, в свою очередь, вычисляется по формуле

$$y = 1 - \frac{EE_{т}}{GE}. \qquad (6)$$

В окончательном виде формула выглядит так:

$$MEC = 1 - \frac{EE_{т} + EE_{с}}{GE}, \qquad (7)$$

где $EE_Т$ — энергия твердых экскрементов, а $EE_с$ — энергия экскрементов слепых кишок.

Совершенно иной путь для вычисления суточного бюджета энергии (*DEB*) — расчет его по суточному бюджету времени (*DTB*) с помощью специальных коэффициентов, позволяющих выражать различные виды активности птицы в единицах базального метаболизма (Дольник, 1980). В таком случае расчет *DEB* выполняется по формуле

$$DEB = (K_1t_1 + K_2t_2 \quad .+ K_пt_п) + [h\ (T_к - T_{нк})\ t_к] + \\ + [h\ (T_A - T_{нк})\ t_a] + W_nE_n + FW_p\ (T_т - T_A), \qquad (8)$$

где K_1, K_2 ... — энергетические затраты на данный вид деятельности в единицах базального метаболизма (кдж/ч, t_1, t_2 временные затраты на данные виды деятельности, h — удельная теплоемкость (кдж/град/ч), $T_К$ — температура подснежной камеры, $T_{НК}$ — нижняя критическая температура, $t_К$ — время пребывания в подснежной камере, $T_а$ — температура наружного воздуха, $t_а$ — время пребывания вне снежной камеры, $W_п$ — ежесуточная потеря массы тела, $E_п$ — энергия этой потери (кдж/г), F — удельная теплоемкость корма, $W_р$ — масса суточного рациона в сыром виде, $T_Т$ — температура тела птицы. В этом расчете мы учитываем всю энергию, затрачиваемую птицей на жизнедеятельность, согревание корма до температуры тела и терморегуляцию. Отрицательный весовой баланс показывает, что птицей тратится вся полученная из суточного рациона энергия, т. е. в этом рассчете полностью представлен весь ежедневный энергетический бюджет птицы.

Единственным недостатком этого метода являются большие трудности определения величины базального метаболизма тетеревиной птицы эмпирически. Все полученные таким путем данные вызывают сомнения в своей достоверности по той причине, что для измерения *BM* необходима, как известно, птица в состоянии покоя и с пустым пищеварительным трактом. Однако известно, что в течение всей зимы слепые кишки тетеревиных птиц содержат большое количество пищевого экстракта и там непрерывно идет сложный пищеварительный процесс. Освободить слепые кишки от химуса, не нарушая нормального физиологического состояния птицы, невозможно — для этого необходимо содержать птицу без корма по крайней мере несколько суток. Поэтому в данном случае следует, видимо, либо вычислить *BM* по формулам, выведенным для неворобьиных птиц (Kendeigh et al., 1977), либо же использовать коэффициенты, выражаемые в единицах стандартного метаболизма. Во всяком случае, в наших расчетах энергетические затраты птиц, находящихся в подснежных камерах ночью, оцениваются, как и дневной покой, в 1.12 раза превышающие *BM*. Конечно, заманчиво получить прямые данные по величине обмена в подснежной камере на основании оставляемых там экскрементов, но это было бы возможно только, если бы слепой отдел кишечника работал абсолютно равномерно в течение суток. Однако противоречивые результаты, полученные на основании этих данных (Андреев, 1980), и сам факт значительных изменений степени наполненности слепых кишок в течение суток показывают, что никакой равномерности здесь нет.

В результате применения двух различных методик (по *GE, EE*, а также по *DTB*) были получены результаты, представленные на табл. 1 * Они позволяют сделать следующие важные выводы. Прежде всего, мы видим, что различные методики дали близкие результаты и поэтому достоверны. Во-вторых, реальная температура среды, в которой живет тетеревиная птица, заметно выше атмосферной. К этому

---

* Для самцов Tetrao urogallus расчет суточного потребления энергии был выполнен и по определению зольного остатка в корме и в экскрементах. Результат примерно тот же — 1630.96 кдж/особь/сут (см. табл. 1).

Таблица 1

Биоэнергетика тетеревиных птиц при атмосферной температуре —20°

Вид, пол, масса тела, г	BM, кдж.ч	$T_{нк}$, C°	GE, кдж/сут	EE кдж/сут слеп.	EE кдж/сут тонк.	ME_1 (−20°)	DTB акт./покой ч	DEB в ед. BM	ME_2 (−20°)
Bonasa bonasia, ♂ ♀ m-400	8.08[7]	0[7]	1193.5 (n=10)	296.1	548.9 (n=18)	325.5	3.03/20.97	26.01	351.0
B. umbellus, ♂ ♀ m-	8.56[2]	—0.3[2]	1856.8				0.66[1]/23.34	304.9	0.377
Tetrao urogallus, ♂ ♂ m-4100	42.58[7]	4.0[7]	5735.1 (n=6)	938.3	3246.9 (n=21)	1558.3	4.88/19.12	28.07	1621.1
T. urogalloides, ♂ ♂ m-3040	32.67[7]			489.0	1235.9	967.1	4.5/19.5		
Lagopus lagopus, ♂ ♀, m-600	10.34[7]	—6.5[1]	1380.8 (n=4)	71.5	908.8 (n=11)	400.5	7.41/16.59	29.36	384.6
L. mutus, ♂ ♀, m-450	12.01[7]	−1.3[1]	1218.8	330.6	465.3	422.87	4.0/20.0		
L. leucurus, ♂ ♀, m-400	8.75[7]	6.5[6]				439.6	4.5/19.5		
Lyrurus tetrix, ♂ ♂ m-1250	16.37[7]	13.0	2472.2 (n=10)	521.8	1214.8 (n=23)	735.6	2.0/22.0	27.21	717.85

Примечания см. табл. 2.

важному факту мы еще вернемся, а сейчас важно оценить то обстоятельство, что энергия существования куриных птиц, независимо от их систематической принадлежности, при равных массе и температура среды одна и та же (Гаврилов, 1981). Это означает отсутствие у тетеревиных птиц особых энергетических адаптаций на тканевом уровне и, следовательно, их успешное существование в условиях северной зимы, гибельных для фазановых, обуславливается адаптациями другого рода. Какими же именно?

Факторы, обеспечивающие нормальное существование тетеревиных птиц в зимний период

В свое время при изучении данного вопроса были выделены три группы адаптаций (морфологические, физиологические и поведенческие), которые делают возможным существование тетеревиных птиц в зимних условиях путем решения двух кардинальных проблем — получение «дешевого» (в отношении энергозатрат) корма и обеспечение минимального расхода энергии на терморегуляцию (Потапов, 1974). Рассмотрим их по порядку.

Из морфологических адаптаций особенно интересны столь характерные для семейства оперенность ноздрей, плюсны и пальцев, а также роговая бахрома по бокам последних. Все это связано с ежедневным, нередко неоднократным отрыванием подснежных камер и с длительным в них пребыванием. Как было показано (Потапов, 1969), особое строение роговой бахромы на пальцах не только вдвое увеличивает площадь лапы, но и делает особенно эффективной ее роющую деятельность, позволяя отрывать подснежную камеру за считанные минуты. Будучи весьма полезной для птицы, эта бахрома на пальцах не дает, тем не менее, ощутимого энергетического выигрыша из-за крайне малого времени, отводимого на этот род деятельности в течение суток. Так, на-

пример, рябчик при двукратном в течение суток устройстве подснежной камеры тратит на это не более 5 мин, т. е. менее 0.4% суточного бюджета времени. Роговая оторочка пальцев, так же как и оперение их у видов рода Lagopus, увеличивая поверхность лапы, облегчает и передвижение по рыхлому снегу, в чем многие и видят основное назначение этих приспособлений. Однако следует учесть, что все виды, имеющие роговую бахрому, не нуждаются в длительных перемещениях по снегу и могут, в случае необходимости, брать весь свой корм на деревьях. Предварительная оценка энергетических затрат на ходьбу по рыхлому снегу для некоторых видов (Андреев, 1980) дала величину, составляющую примерно 3.0—4.0% от *DEB*. Но эти данные, на наш взгляд, сильно завышены, поскольку автор в своих расчетах исходил из того, что, делая каждый шаг, птица поднимает свое тело на высоту, равную глубине проваливания. На самом же деле центр тяжести птицы при ходьбе по рыхлому снегу перемещается почти горизонтально: лапы, подгибаясь, протаскиваются сквозь снег и погружаются с каждым шагом под действием тяжести тела до появления точки опоры. Положение этих точек опоры — спрессованного под лапой до определенной плотности снега — относительно поверхности земли практически одно и то же. Таким образом, к энергетической стоимости обычного хождения следует добавить только ту энергию, которая необходима на преодоление сопротивления снега при протаскивании сквозь него лапы. Точных измерений этих условий не делалось, но они явно во много раз меньше тех, что необходимы для подъема всего тела вверх, на глубину проваливания. Предварительно затраты на хождение по снегу у таких многоходящих видов, как белая куропатка или каменный глухарь, оцениваются как не превышающие 1.0% от *DEB*. Это позволяет оценить важность особенностей оперения плюсны тетеревиных птиц, создающего на ее передней стороне обтекаемую поверхность, а вдоль задней — рыхлый утепляющий слой волосовидных перьев. Этот слой выполняет роль теплоизолирующей подстилки, на которой покоится птица большую часть суток и которая уменьшает теплоотдачу птицы и предотвращает подтаивание снега под ней.

Поддержание в камере оптимальной температуры около —5° С несомненно требует от птицы больших регуляторных способностей и в этом отношении особенно важно густое оперение ноздрей. Полагают, что назначение этого оперения — предотвращение попадания снега в ноздри при рытье подснежной камеры. Это, несомненно, имеет место, но главная роль оперения ноздри — конденсация и возвращение назад в организм птицы выдыхаемой с воздухом влаги. В противном случае эта влага приводила бы к быстрому оледенению камеры, нарушению пористости снежных стенок, резкому ухудшению теплоизоляции снега и быстрому накоплению в камере CO_2.

Таким образом, целый комплекс наиболее специфичных для семейства тетеревиных птиц морфологических признаков — роговая бахрома на пальцах, оперение плюсны, пальцев и ноздрей — все это является адаптациями к подснежному образу жизни в течение зимы. Все они играют явно вспомогательную роль, обеспечивая максимальную эффективность использования подснежных убежищ. Основной же эффект дает само пребывание птиц в подснежных камерах.

Подснежная камера — это прежде всего термическое убежище, специально сооружаемое птицей. Здесь, как показали прямые эксперименты, температура воздуха поддерживается в пределах —4° — —5° С (Андреев, 1977), и в этих условиях такая температура является оптимальной. Это та минимальная отрицательная температура, которую птица может поддерживать с минимальным риском перегрева вблизи нулевой зоны, где уже начинается подтаивание и связанные с ним опасности. Более же низкие температуры, естественно, повышают за-

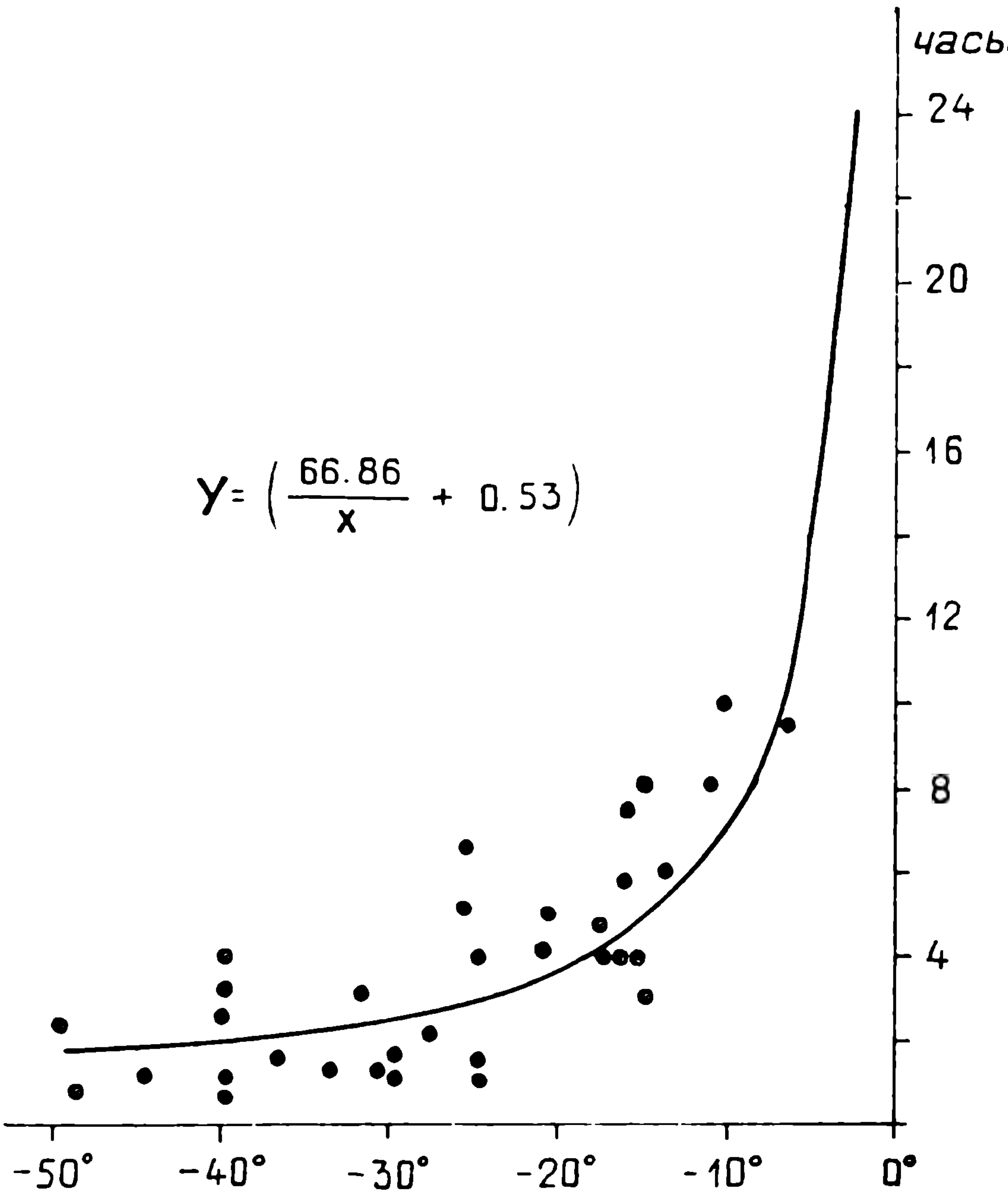
Таблица 2

Энергетический выигрыш, получаемый тетеревиными птицами в результате пребывания в термическом убежище при атмосферной температуре —20°

Вид	h, кдж/С°,	Врем пребыв. в подсн. камере, ч	Реальная среднесуточн. температура среды, С°	Экономия на терморегуляцию, кдж/сут
Bonasa bonasia, ♂ ♀	0.737[7]	20.97	—6.8	231.8
B. umbellus, ♂ ♀	0.377[7]	23.34	—5.4	131.99
Tetrao urogallus, ♂ ♂	1.172[7]	19.12	—8.0	332.01
T. urogalloides, ♂ ♂	0.879[7]	19.5	—8.0	257.07
Lagopus lagopus, ♂ ♀	0.335[7]	16.59	—9.6	75.36
L. mutus, ♂ ♀	0.293[7]	20.0	—7.5	87.92
L. leucurus, ♂ ♀	0.271[7]	19.5	—7.8	26.79
Lyrurus tetrix, ♂ ♂	0.579[7]	22.0	—6.2	171.27

Примечания к табл. 1 и 2. ME_1 — определение по величине рациона и экскреторной энергии: ME_2 — по *ДТВ;* [1] — Doerr et al., 1974; [2] — Rasmussen, Brander, 1973; [3] — при —40°, Андреев, 1980; [4] West, 1972; [5] — Moss, 1973; [6] — Johnson, 1968; [7] — рассчитано по формулам, данным по Kendeigh et al, 1977. Везде, где не указан источник — данные автора.

траты на терморегуляцию и менее выгодны. Температура в камере практически не зависит от наружной температуры воздуха и создается впечатление, что для птицы основной проблемой является скорее необходимость понижения температуры в камере до указанного оптимума, а не повышение. О давней адаптации тетеревиных птиц к такой «камерной» температуре говорит тот важный факт, что именно до этого предела простирается их термонейтральная зона. Нижняя критическая температура тетеревиных птиц ($T_{нк}$) ниже, чем у любых других птиц, исследованных в этом отношении (табл. 1). Таким образом, находясь в подснежной камере, тетеревиная птица пребывает в температурных условиях, близких к идеальным, т. е. почти или в самой нейтральной зоне. Значение такой



Зависимость времени пребывания тетеревиных птиц (Bonasa bonasia, Tetrao urogallus, Lyrurus tetrix, Lagopus lagopus) в подснежной камере от наружной температуры воздуха.

По оси абсцисс — температура наружного воздуха (° С); по оси ординат — длительность пребывания в подснежной камере, ч.

возможности в условиях северной зимы с ее низкими, до —60° С и ниже температурами, трудно переоценить.

Сразу же возникает вопрос, какое время ежесуточно проводит птица в термическом убежище? Полевые исследования показывают, что время это может сильно меняться в зависимости от физиологического состояния птицы, погодных условий и длительности ночного времени. В случае необходимости (при $T_А$ —30° и ниже) такие виды, как Bonasa bonasia, B. umbellus, Lyrurus tetrix, могут ограничиваться двукратной или даже одной кормежкой в сутки общей продолжительностью

30—60 мин; все остальное время проводится в подснежной камере. На рисунке обобщены все данные, собранные мною к настоящему времени в природе о длительности пребывания тетеревиных птиц в подснежных камерах. Можно считать, что, начиная примерно от —10° и ниже, все тетеревиные птицы в середине зимы проводят в подснежных камерах 60% времени суток и больше, причем, чем севернее широта, чем длиннее ночь, тем больше времени птица находится под снегом. Таким образом, сооружая термическое убежище — подснежную камеру, тетеревиная птица резко повышает среднесуточную температуру окружающей ее среды. Она в большинстве случаев в состоянии поддерживать среднесуточную температуру окружающей среды около —7° даже при самых низких температурах наружного воздуха (по крайней мере, до —50° С).

Пребывание в подснежной камере дает еще один очень существенный выигрыш — неподвижность, отсутствие затрат на локомоторную активность. В середине зимы тетеревиная птица тратит на кормодобывающую локомоторную активность от 0.5 до 6.0 часов, на полет (обычно от места ночевки на кормежку и обратно) — буквально несколько минут, все же остальное время проводится в состоянии относительного покоя в подснежной камере. Минимальные расходы на двигательную активность также резко снижают общие энергетические затраты.

Теперь мы подошли, собственно, к обсуждению главной адаптации, которая делает возможным сокращать до минимума временные и энергетические затраты на добывание корма и проводить большую часть времени в подснежной камере. Эта адаптация морфо-физиологического плана и касается, прежде всего, пищеварительной системы тететеревиных птих, где исключительно сильное развитие получают слепые кишки. Последние отличаются не только большими размерами, но и специфичным, до конца не выясненным процессом пищеварения. Мы не будем останавливаться на этом подробно, поскольку все, что известно на этот счет, опубликовано в ряде специальных работ (Schumacher, 1922; McBee, West, 1969; Moss, Parkinson, 1972; Потапов, 1974 и др.). Здесь только вкратце напомним, что эта специфика позволяет тетеревиным птицам питаться всю зиму концевыми побегами, почками, листьями, хвоей, сережками деревьев и кустарников почти всех видов, доминирующих в бореальной лесо-кустарниковой флоре. Этот грубый, так называемый веточный корм имеется в изобилии в течение всей зимы в лесостепной, лесной и лесотундровой зонах Голарктики. В процессе пищеварения этот корм измельчается, частично усваивается в тонком отделе кишечника, а на границе с прямой кишкой сортируется таким образом, что почти вся клетчатка в виде непереваренных кусочков и волокон поступает в прямую кишку и выводится в виде специфичной формы твердых экскрементов. Жидкая же часть химуса процеживается под давлением в слепые кишки и там проходит длительную обработку в течение 24—48 ч. Экскременты отсюда выделяются, как уже упоминалось, только раз в сутки, по утрам. В течение всей зимы слепой отдел кишечника работает непрерывно, и, видимо, эта постоянная его работа, вкупе с высокими теплоизолирующими свойствами оперения и обуславливает столь низкую границу термонейтральной зоны. С другой стороны, способность собрать за короткое время в объемистый зоб всю суточную порцию пищи позволяет птицам оставаться в неподвижном состоянии большую часть суток.

До сих пор не удавалось определить, какая доля из всей усвоенной энергии поступает из слепого отдела кишечника. Для этого необходимо точно знать, какое именно количество химуса вошло в слепую кишку и какая его часть была усвоена. Выяснить это в настоящее время вряд ли возможно, поскольку здесь происходит непрерывное

Таблица 3

Площадь всасывающей поверхности тонких и слепых кишок у Tetrao urogallus
(♂ ♀, Ленинградская область, I декада апреля)

Площадь всасывающей поверхности, см²			Всасывающая поверхность слепых кишок по отношению к общей, %
	обе слепых	общая	
1011.8	1729.4	2741.2	63.0
914.0	1872.5	2717.4	66.4
949.0	1678.3	2627.3	63.9
В среднем:			
958.3	1760.1	2695.3	65.3

перемешивание поступающих свежих порций с уже частично переваренным содержимым, а также с секретом, непрерывно выделяемым клетками эпителия. Пришлось выполнить косвенный расчет этой доли по соотношению всасывающей поверхности тонкого и слепого отделов кишечника, в котором необходимо учитывать, что тонкий отдел кишечника, как и слепой, в течение зимы никогда не бывает пустым, но его наполненность к утру, да и в первые часы кормежки, намного уступает таковой слепых кишок. Кроме того, каждая единица всасывающей поверхности тонкого отдела кишечника, по сравнению со слепыми кишками, должна работать менее эффективно, поскольку ворсинки здесь далеко не достигают таких размеров и сложности строения. Однако в расчете условно принимается, что каждая единица всасывающей поверхности в слепых и тонких кишках работает с одинаковой эффективностью, т. е. здесь скорее принижается роль слепых кишок, чем завышается. Но даже при таких допущениях данные прямых измерений всасывающей поверхности различных отделов кишечника, проводившихся на свежедобытых самцах T. urogallus, находившихся еще на зимней диете (сосновая хвоя), показывают, что на долю слепого отдела кишечника приходится почти 2/3 (65%) от всей всасывающей поверхности от тонкой и слепых кишок (табл. 3). Отсюда мы можем считать, что не менее 2/3 всей энергии, усваиваемой из пищи, дает птице именно слепой отдел кишечника.

Заключение

Оценивая все адаптивные особенности тетеревиных птиц, связанные с зимним сезоном, мы видим, что эти птицы практически «сняли» для себя основные зимние проблемы — нехватку корма и мороз. Проблему корма решила способность к питанию так называемыми «веточными кормами», имеющимися обычно в изобилии, а температурную проблему снимает способность сооружать термические убежища — явление, само по себе уникальное в классе птиц. В близкородственном семействе Phasianidae только один вид — Perdix perdix — способен устраивать подснежные камеры и пользоваться ими, однако же отсутствие для этого специальных морфологических адаптаций, равно как и неспособность к питанию веточными кормами ограничивают те преимущества, которые дает такая камера тетеревиным птицам.

На вопрос же, какая из этих главных адаптаций получила в процессе становления тетеревиных птиц упреждающее развитие, можно с уверенностью ответить, что сначала появилась способность к питанию грубыми древесно-кустарниковыми кормами. Она возникла и развилась в силу необходимости значительного снижения энергетических и временных затрат на добывание всего суточного рациона в условиях ко-

роткого светового дня зимой, листопадности, вызванной тем же фактором, и все более понижающимися среднезимними температурами среды.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев А. В. Температурные условия в снежных лунках рябчика (Tetrastes bonasia kolymensis But.). — Экология, 1977, 5, с. 93—95.
Андреев А. В. Адаптация птиц к зимним условиям субарктики. — М., «Наука», 1980, 174 с.
Гаврилов В. М. Энергия существования куриных: зависимость от температуры среды, сезона и размеров тела. — Орнитология, 1980, 16, с. 73—79.
Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология, 1980, 15, с. 63—72.
Лобачев С. В., Щербаков Ф. А. Естественные корма тетерева-глухаря в годовом цикле жизни. — Зоол. журн., 1961, 40, в. 2, с. 42—61.
Потапов Р. Л. Адаптации семейства Tetraonidae к зимнему сезону. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974, т. 55, с. 207—251.
Потапов Р. Л., Андреев А. В. К биоэнергетике тетерева Lyrurus tetrix (L.) в зимний период. — Докл. АН СССР, сер. биол., 1973, т. 210, № 2, с. 499—500.
Семенов-Тяншанский О. И. Экология тетеревиных птиц. — Тр. Лапл. гос. запов., 1959, в. 5, с. 1—319.

Johnson R. E. Temperature regulation in the white-tailed ptarmigan (Lagopus leucurus). — Comp. Biochem. and Physiol., 1954, v. 24, p. 1003—1014.
Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. — In: Granivorous Birds in Ecosystems. Cambridge, University Press, 1977, p. 127—204.
McBee R. H., West G. C. Cecal fermentation in the willow ptarmigan. — Condor, 1969, vol. 71, N 1, p. 54—58.
Moss R. Food selection and nutrition in ptarmigan (Lagopus mutus). — Symp. Zool. Soc., 1968, vol. 21, p. 207—216.
Moss R. The digestion and intake of winter foods by wild ptarmigan in Alaska. — Condor, 1973, vol. 75, N 3, p. 293—300.
Moss R., Parkinson J. A. The digestion of Heather, Callune vulgaris by Red Grouse, Lagopus lagopus scoticus. — Brit. Journ. Nutr., 27, p. 285—298.
Pulliainen E., Paloneimo L., Syrjala L. Digestibility of blueberry stems (Vaccinium murtillus) and cowberries (Vaccinium vitis-ideae) in the willow grouse (Lagopus lagopus). — Anaal. Ac. Sci. Fenn., Ser. A, IV, Biologica, 1968, vol. 126, p. 1—15.
Rasmussen G., Brander R. Standart metabolic rate and lower critical temperature in the ruffed grouse. — Wilson Bul., 1973, vol. 85, p. 223—229.
Schumacher S. Die Blinddarme der Waldhühner mit besonderer Berücksichtigungen in denselben. — Zeitschrift für Anat. und Entwicklunggeschichte, 1922, v. 64, N 1/3, s. 76—95.
West G. C. Seasonal differencies in resting metabolic rate of Alaskan ptarmigan. — Comp. Biochem. and Physiol., 1972, vol. 42A, p. 867—876.

R. L. Potapov

BIOENERGETICS OF THE TETRAONID BIRDS IN WINTER

ABSTRACT. — Daily energy budgets in 4 species of the family Tetraonidae, wintering in northern Palaearctic at T_a° —20° — —30° were determined by two or three ways, including time budget, and compared with the data published before (table 1). The quantity of saving energy because of snow roosting was calculated (table 2). The role of caeca in the total quantity of energy received from food was calculated by comparing the size of surface of absorption epithelium in caeca and in small intestine (table 3). Using the thermal refuges (snow holes) the tetraonidae birds may regulate the average daily T° of the air surrounding them and keep it near —7°, independantly from the T_a° The time, spent in holes, depends on the T_a° (fig. 1).

А. В. Андреев

ЗИМНЯЯ ЭНЕРГЕТИКА И БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ ФЛУКТУИРУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ БЕЛОЙ КУРОПАТКИ LAGOPUS LAGOPUS (L.) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

В различных участках Северо-Восточной Азии условия зимовки белой куропатки различны. Это относится не только к абиотическим факторам, в число которых входят длина дня, температура почвы и воздуха, сила и повторяемость ветров, глубина и свойства снежного покрова, но также и к питанию, в котором обнаруживаются наибольшие различия.

Его основу, как и в других частях видового ареала, составляют побеги нескольких видов из сем. Salicacea. На первый взгляд, обилие ивняков и чозенников в речных долинах снимает проблему питания у белой куропатки, но это далеко не так. Обнаружено, что в течение зимы качество питания белой куропатки постоянно ухудшается (Андреев, 1979). На это указывает то, что от осени к весне увеличивается толщина скусываемых побегов, доля цветочных и вегетативных почек в рационе снижается, а ближе к весне куропаткам часто приходится довольствоваться корой, которую они объедают с чрезмерно толстых, уже недоступных скусыванию веток. Чем выше численность птиц, тем резче выражены эти изменения. В присутствии других потребителей ивово-чозениевого рациона — зайцев и лосей — они еще более заметны. Снижение концентрации предпочитаемого корма и более грубое питание должны вызывать количественные сдвиги в бюджете времени и энергетике особей. Эти отрицательные изменения могут либо усиливаться, либо ослабляться отклонениями абиотических параметров от средних многолетних значений, которые, в свою очередь, имеют сезонную динамику. Накапливаясь, такие сдвиги приводят, судя по имеющимся данным, к ухудшению физиологического состояния особей и нарушению репродуктивного потенциала популяции в весенний период. Такое явление наблюдалось после зимы 1978/79 гг. в долине р. Анадырь, а на следующий год — в низовьях р. Колымы. Поскольку в обоих сучаях спаду численности белой куропатки предшествовали пиковая численность этих птиц и неблагоприятная зимняя ситуация, нельзя исключать существование причинной связи между этими событиями. Пока не ясно, как именно связаны с репродуктивной способностью изменения в энергетике куропаток, но они существуют и особенно подвержены этому, как будто, самки.

В течение ряда лет нами были прослежены и оценены изменения энергетических параметров белой куропатки в трех разобщенных точках Северо-Востока Азии. Это позволило установить «нормальные» (т. е. наиболее вероятные при средних зимних условиях) значения экологически важных показателей энергетики птиц, выявить их динамику от осени к весне и охарактеризовать тенденции этих параметров при изменениях численности птиц и абиотических условий.

Материал и методика

Систематические исследования природной энергетики белой куропатки были начаты в конце 1978 г. Ниже рассматриваются материалы, полученные в 1978/80 гг., а также некоторые разрозненные данные, накопленные до 1978 г. и частично уже опубликованные (Андреев, 1979, 1980). Наблюдения и сборы выполнялись в четырех районах Крайнего Северо-Востока СССР: низовьях р. Колыма (68—69° с. ш.), долине р. Омолон (66—67° с. ш.), долине р. Анадырь (64—65°) и Колымском нагорье (61—62°), (рис. 1). Далее в тексте эти точки обозначены соответственно как *"К"*, *"О"*, *"А"* и *"Н"*. В сборе полевого материала по Нагорью и низовьям Колымы принимали участие сотрудники лаборатории орнитологии Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР С. В. Тархов и Е. И. Хлебосолов. Все наблюдения и сборы на Анадыре любезно выполнены по нашей просьбе С. В. Тарховым. За помощь в сборе и обработке материала автор выражает упомянутым коллегам искреннюю благодарность.

В ходе сследования измеряли и оценивали следующие показатели: 1) динамику массы тела птиц, 2) удельную калорийность их кормов и экскрементов, 3) бюджет времени и интенсивность поиска пиши в природе, 4) состав, качество и скорость потребления корма и энергии, 5) количество экскрементов в подснежных лунках и величину экскреторной энергии, 6) уровень метаболизма особей в лунках и степень

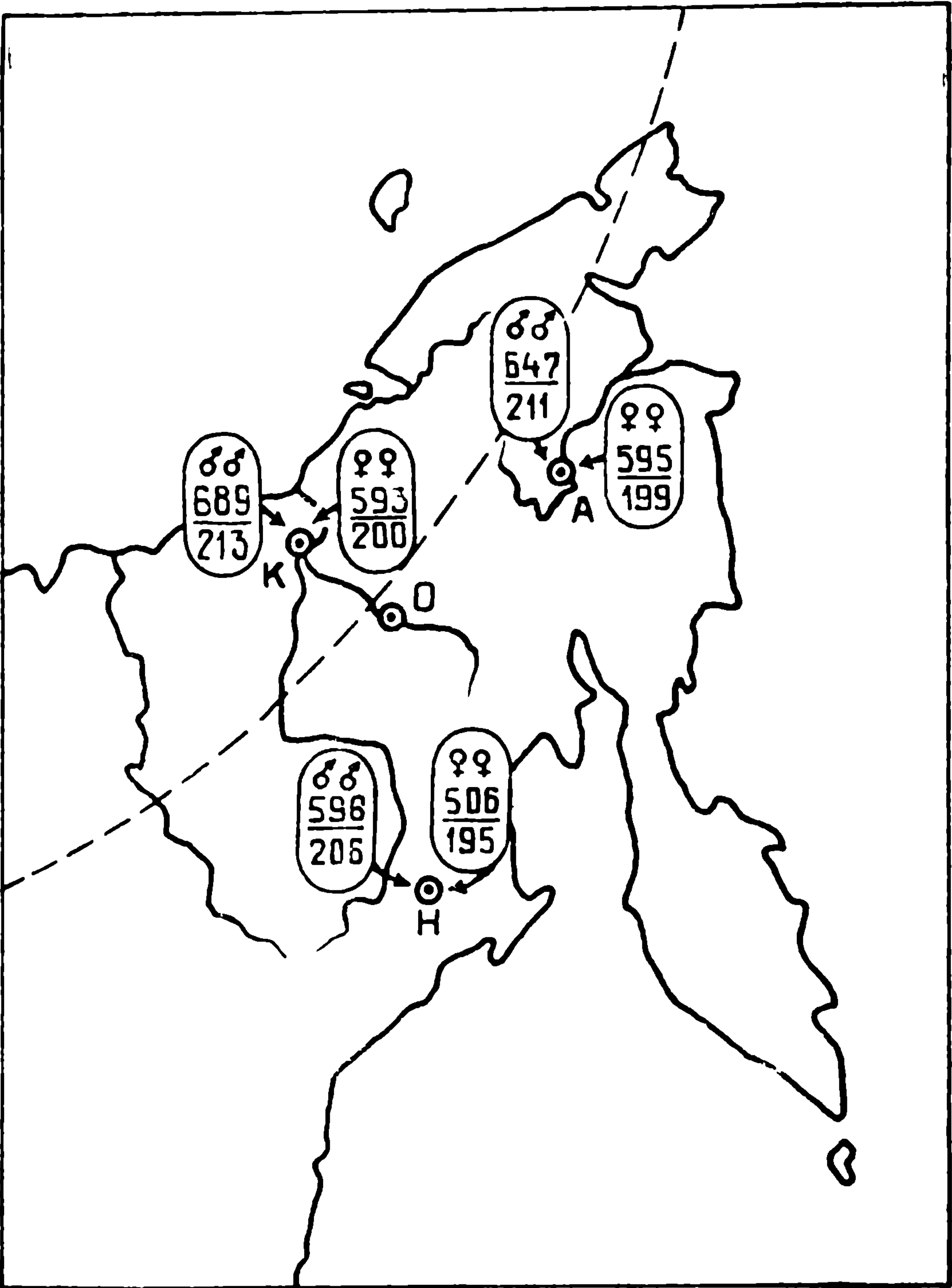


Рис. 1. Районы полевых исследований: *К* — низовья Колымы, *О* — долина Омолона, *А* — долина Анадыря, *Н* — Колымское нагорье.

Цифры в кружках над чертой — средний вес особей, под чертой — средняя длина крыла

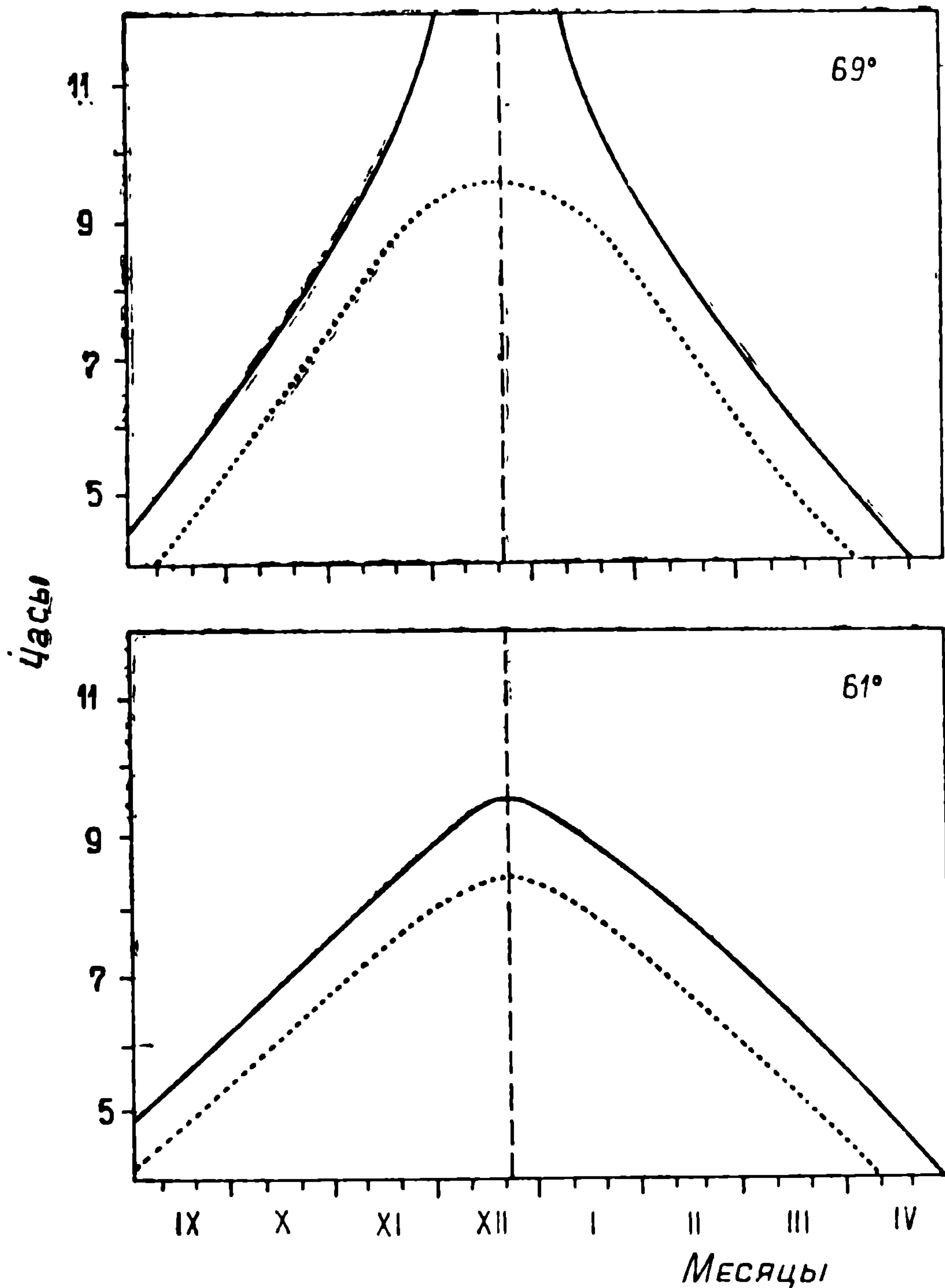


Рис. 2. Графики освещенности, использованные при построении суточных бюджетов времени куропаток.

Сплошная линия — время восхода солнца по астрономическим таблицам, пунктир — уровень освещенности 1,5 лкс.

усвоения энергии, 7) суточный бюджет энергии в различных экологических ситуациях и его динамику в ходе зимовки.

Динамика массы тела птиц. Масса куропаток не остается постоянной. От осени к весне она снижается, но выяснение скорости снижения часто затруднено вследствие перекочевок птиц, которые приводят к изменению полового и возрастного состава стай, а также случайностями выборок. Чтобы уменьшить вариабельность, вызванную половыми и индивидуальными различиями в размерах, при исчислении показателей метаболизма птиц (во время пребывания в лунках) вводилась поправка для приведения показателя к «стандартной» массе, которая в данной работе принята равной 600 г. Поскольку показатели энергетического метаболизма увеличиваются с массой птицы аллометрически, за основу для сравнения принята масса птицы в степени 0.6. Отсюда наиболее вероятное значение интересующего показателя рассчитывалось по формуле

$$x_i = x'_i \; 600^{0.6}/m^{0.6} = 46.44 \; x_i'/m^{0.6},$$

где x_i — приведенное к стандартной массе значение показателя, x_i' — его экспериментальное значение, m — масса особи (при определении экскреторной энергии — средняя масса особей добытых в соответствующее время).

Удельные калорийности кормов и экскрементов. Эти показатели определены по стандартным термохимическим методикам (Скуратов и др., 1964). Изменения выполнены автором путем сжигания образцов в калориметрической бомбе. Зольность вещества существенно влияет на его удельную калорийность, но при балансных расчетах первую можно не учитывать, так как при относительно стабильной массе птиц количество поступающей с кормом золы должно было бы соответствовать ее потерям с экскрементами.*

Бюджет времени и интенсивность поиска пищи. Во все зимние месяцы прослеживается двухпиковый ритм суточной активности, включающий утреннюю и вечернюю кормежки, разделенные дневным отдыхом. В простейшем случае актограмма должна включать сведения о начале и конце этих фаз. Поскольку индивидуальное прослеживание куропаток в зимнее время затруднительно (птицы имеют белую окраску, держатся в густых ивняках и ведут стайный образ жизни, что не позволяет применить тропление и т. п.), при построении актограмм применялся статистический подход. При этом в процессе ежедневных экскурсий регистрировали все встречи с куропатками и записывали характер их деятельности в момент встречи. Опыт наблюдений показывает, что достаточно трех-четырех дней и 15—20 встреч с куропатками в различные часы дня, чтобы картина их суточной активности была установлена с достаточной точностью. Сроки начала и конца дневной активности в большинстве случаев совпадают с сумерками и с точностью ± 5 мин могут быть определены по графикам освещенности, в которых за начало и конец дня принят уровень освещенности 1,5 лкс (рис. 2). За основу для построения графиков приняты сроки восхода и захода солнца на разных широтах, взятые из астрономических таблиц (Справочник по климату СССР, вып. 33). Далее с помощью собственных фотометрических измерений была установлена продолжительность периода сумерек, который на широтах южнее полярного круга варьирует от 30 до 50 мин, а за полярным кругом достигает 1—1,5 ч (в декабре). После построения на графике соответствующей линии была получена продолжительность светового дня в различные месяцы. При описании активности во всех случаях использовали местное астрономическое время. Для его исчисления к наблюдениям в природе, которые проводили по поясному времени, прибавляли специально для каждой точки рассчитанные меридиональные поправки (от 0 до ± 40 мин).

На проводимых ниже актограммах границы фаз активности показаны наклонной чертой, что отражает индивидуальные различия в поведении птиц. Нижняя линия соответствует наиболее ранним срокам, верхняя — самым поздним. Для энергетических расчетов везде использованы промежуточные значения, которые определены путем проведения средней линии.

В ряде случаев в продолжение кормежки куропаток были выполнены краткосрочные хронометрические наблюдения. С их помощью устанавливалась наибольшая интенсивность кормежки (I_{max}). Средняя интенсивность кормежки (I_{med}) снижается за счет переходов между кустами, выискивания более привлекательных частей растения или перелетов с ветки на ветку Эти усредненные данные, наряду с данными

* Этим обстоятельством можно воспользоваться для оценки перевариваемости кормов, так как определение зольности не представляет методических трудностей, а метод неперевариваемого индикатора широко применяется в животноводстве (см. МакДональд и др., 1970). Однако в рассматриваемом случае этим путем не удалось получить положительных результатов, так как коэффициент переваримости часто оказывался абсурдно низким, хотя содержание золы в веществах было относительно стабильным и изменялось закономерно.

о массе отдельных фрагментов корма (p_0), были получены при взвешивании зоба птиц, отстрелянных с течение периода кормежки. При наличии данных о величине суточного рациона (M_f) упомянутые показатели позволили определить возможное минимальное ($T_{a\,min}$) и возможное максимальное ($T_{a\,max}$) время кормежки: $T_{a\,min}=M_f/I_{max}$, $T_{a\,max}=M_f/I_{med}$. Период ночного отдыха определен по разнице между моментом окончания вечерней и начала утренней кормежек.

Ежедневно куропатки совершают небольшие перелеты в поисках удобных мест для кормежки, либо ночлега. Общая длина таких перелетов составляет, по нашим наблюдениям, ориентировочно 1—1,5 км, что при скорости полета 60 км/ч занимает 1—1,5 мин. Поскольку более детальные наблюдения над суточными перемещениями птиц отсутствуют, последняя цифра (1,5 мин) принимается в дальнейших расчетах за константу.

Определение состава, качества и количества пищи. Содержимое зобов птиц высушивали до воздушно-сухого состояния при 65—70°С. жимое зобов птиц высушивали до воздушно-сухого состояния при 65—70° с. ш. По разнице между сырой и сухой массами устанавливали влажность корма. Для контроля была также определена влажность нескольких проб, отобранных со свободно растущих ив. В дальнейших расчетах влажность зимнего корма куропаток везде принята равной 53%. Если пища включала несколько фракций, то брали навеску (до 10% от общей массы содержимого зоба), по которой определяли их процентное соотношение и среднюю массу отдельных фрагментов пищи. Для побегов ивы и чозении по 25—35 фрагментам измеряли также их средний диаметр и длину.

Казалось бы, наполнение зоба перед залеганием в снег можно определить по скорости увеличения массы его содержимого во время вечерней кормежки. Но в действительности это оказалось невозможным сделать, причем не столько вследствие постоянной нехватки данных для статистики, сколько из-за того, что перед самым залеганием в снег птицы способны резко увеличить интенсивность кормежки, а это делает экстраполяцию ненадежной. Скорость потребления пищи из зоба во время пребывания в лунке (как и раньше, Андреев, 1979) определена только по массе содержимого зоба птиц, добытых вечером из-под снега. При этом считали, что в течение ночи содержимое зоба расходуется полностью, а количество пищи в желудке и тонком кишечнике сходно и утром и вечером. И то и другое хорошо согласуется с имеющимися данными, что позволяет в большинстве случаев не вводить поправок на содержание энергии в пищеварительном тракте.* Отсюда скорость потребления пищи из зоба во время пребывания в лунке (m_f):

$$m'_f = P_f/T_n \text{ при } T_n \leqslant 18, \text{ ч и } m'_f = P_f/(T_n - 1) \text{ при } T_n > 18 \text{ ч}, \; m_f = P/T_n,$$

где P_f — масса содержимого зоба, T_n — период ночевки. В приведенном виде $m_f=46{,}44\ m'_f/m^{0.6}$, где m — масса птицы за вычетом массы содержимого зоба.

Вероятная величина суточного рациона определена по скорости ночного потребления пищи из зоба при условии, что днем скорость потребления пищи в среднем в 1,7 раза больше, чем ночью ** (Moss, 1973). Отсюда

$$M_f = m_f \cdot T_r + m_f \cdot 1.7\ T_a = m_f\ (T_r + 1.7\ T_a),$$

где T_r — суммарное время ночного и дневного отдыха, T_a — суммарный период кормежки.

Количество экскрементов в лунках. Твердую и жидкую фракции экскрементов, найденных в лунках (соответственно M_d и M_c) высушивали и взвешивали раздельно. Считалось, что средняя масса экскрементов в ночных лунках пропорциональна средней массе куропаток, добытых в том же месте в тот же период. Отсюда чем больше величина выборки, тем вероятнее совпадение. Опыт показывает, что надежные цифры могут быть получены при $n=10$—15 для птиц и 20—25 для содержимого лунок. На основе средних значений массы отдельных фракций рассчитывали наиболее вероятные скорости продукции экскрементов в лунке (m_d и m_c). Для твердой фазы: $m_d=46{,}44\ M_d/T_n \cdot m^{0{,}6}$, где M_d — средняя масса твердой фракции, а m — средняя масса птиц в выборке, T_n — длительность периода ночевки птиц во время сбора данных. Соответственно для экскрементов слепого кишечника

$$m_c = 46.44\ M_c/24\ m^{0.6}$$

---

* Ночной отстрел куропаток в низовьях Колымы в декабре 1980 г. показал, что при $T_n > 18$ ч зоб становится пустым за 1,0—1,5 ч до выхода из лунки.

** Следует отметить, что цитированное исследование выполнено Моссом на искусственном рационе при сравнительно коротком периоде ночевки и ограниченной подвижности птиц. Первое обстоятельство должно, очевидно, увеличивать рассматриваемый коэффициент, а второе, напротив, способствует его уменьшению. В какой мере увеличивается дневное потребление пищи у диких птиц, пока точно не установлено, но вполне очевидно, что на сравнительной ценности обсуждаемых ниже вариантов возможная абсолютная ошибка не должна сказываться.

Экскреторная энергия определялась по уравнению

$$ee = ee_d + ee_c = m_d \quad q_d + m_c \cdot q_c,$$

где q_d и q_c — удельные калорийности двух фракций экскрементов.

Коэффициенты усвоения энергии пищи и уровень метаболизма в лунках

Величина утилизации энергии из пищи определялась по уравнению:

$$MEC = 1 - \frac{ee}{gei},$$

где gei — валовая (большая) энергия корма, ее — экскреторная энергия. В процессе исследования была выявлена связь между коэффициентом перевариваемости корма (и соответственно значением MEC) с одной стороны, количеством и размерами гастролитов в желудках птиц, а также долей особей, у которых гастролиты вообще отсутствовали.

Для характеристики этой связи вводился специальный показатель (Z), определяемый как произведение среднего числа гастролитов в желудках птиц (n) на отношение числа птиц, имеющих гастролиты, к общему числу птиц в выборке (r):

$$Z = n_0 \cdot xr$$

Уровень энергетического метаболизма в лунке (NM*) оценивали по разнице между приведенными значениями валовой и экскреторной энергий, при условии, что она совпадает по величине с метаболизированной энергией (ME):

$$NM = ME = gel - ee$$

В ряде случаев этот показатель был реконструирован по данным о количестве экскрементов в лунках, их удельной калорийности и перевариваемости корма:

$$NM = \frac{ee \cdot MEC}{1 - MEC} = ee/(MEC^{-1} - 1)$$

Этот путь открывает возможность оценивать расход энергии в лунке без данных о максимальном наполнении зоба (получить которые для белой куропатки трудно).

Суточный бюджет энергии. Зимой при неизменной массе птиц, суточный бюджет энергии (DEB) принят равным по величине энергии существования (EM). В течение большей части зимы масса куропаток сравнительно постоянная и DEB может быть ориентировочно подсчитан по уравнению:

$$DEB = EM = M_f \quad q_f \cdot MEC, \tag{1}$$

При этом считается, что степени усвоения энергии из пищи днем и ночью одинаковы.

Другой, использованный в этой работе способ — расчет энергии существования по бюджету времени:

$$DEB = EM = NM \quad T_n + K_1 \quad NM \quad T_d + DM \quad T_a + C_1, \tag{2}$$

где T_n — период ночевки, T_d — период дневного отдыха, T_a — суммарное время кормовой активности, DM — величина затрат энергии при дневной активности, $K_1 = 1{,}12$ — коэффициент, отражающий степень увеличения скорости метаболизма, по сравнению с базальной, во время дневного отдыха в лунке (Дольник, 1980). C_1 — энергетическая стоимость перелетов, принимаемая здесь (условно) за величину постоянную.

Значение DM рассчитывали по уравнению

$$DM = BM \quad K_2 + C_e \quad (t_c - t_a) + q_h, \tag{3}$$

где $K_2 = 1{,}6$ — коэффициент увеличения скорости метаболизма при кормодобывании

---

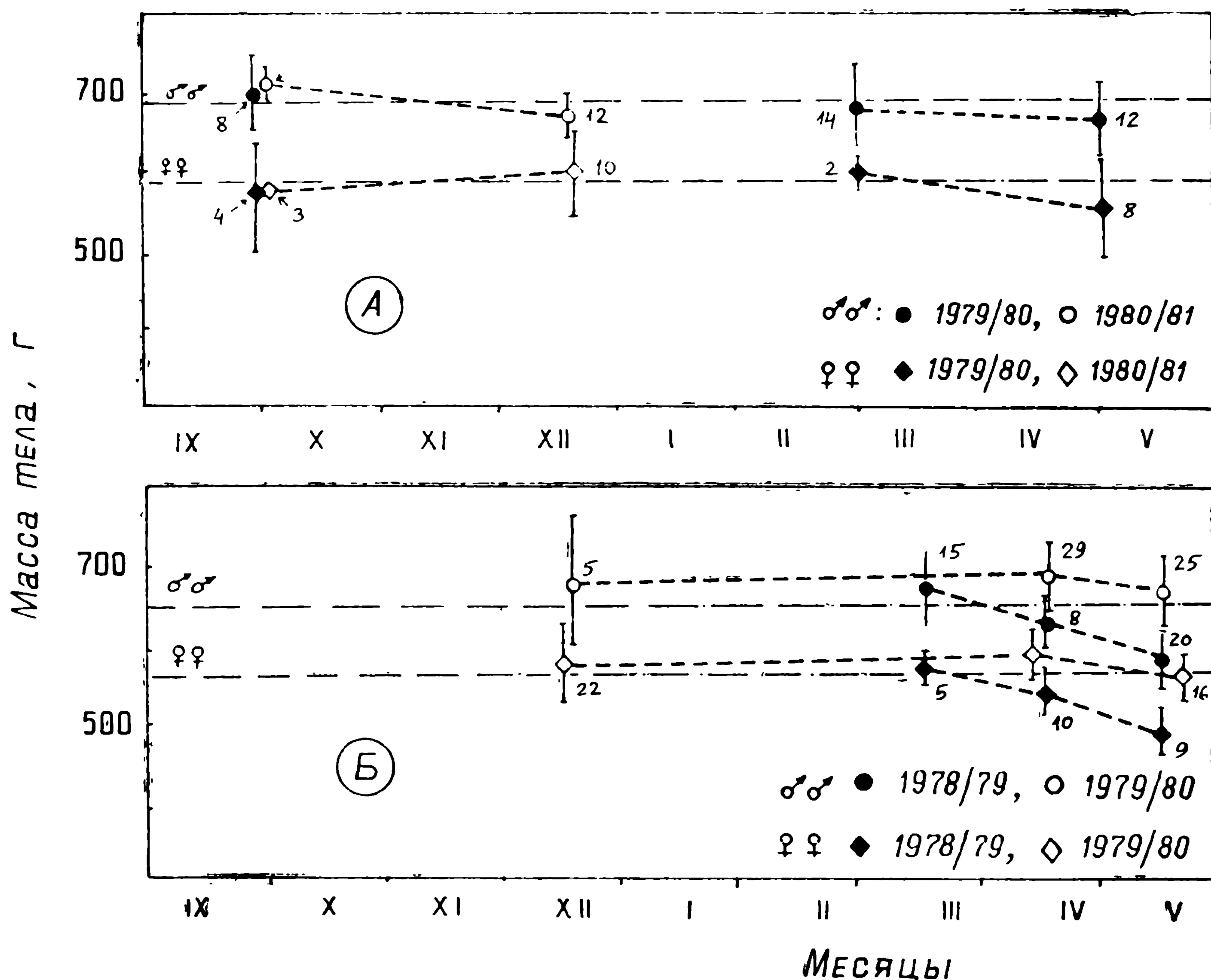
* Учитывая неизменную массу птиц, ранее мы обозначали эту величину символом SM (Андреев, 1980), имея в виду средний уровень метаболизма за весь период ночевки. Поскольку при этом стандартный метаболизм в лунке может быть смешан с истинным стандартным метаболизмом, измеряемым экспериментально на птицах, пребывающих в постабсорбционном состоянии, в данной работе использован другой символ (NM).

(Дольник, 1980), $t_c - t_a$ — разность между температурой воздуха (t_a) и критической температурой (t_c), c_e — удельная теплопроводность при существовании, q_h — затраты энергии на согревание корма в дневные часы.

В свою очередь,

$$q_h = c_f \quad m_{fd} \ (42 - t_a)/i, \tag{4}$$

где c_f — удельная теплоемкость корма, $м_{fd}$ — скорость потребления пищи в дневные часы, i — содержание сухого вещества в корме, 42 — температура тела птицы, t_a — температура воздуха. Все перечисленные параметры (за исключением t_a) могут считаться константами, отсюда $DM = C_2 - C_1 \cdot t_a$. Численные значения констант C_1, C_2, C_3 зависят от того, какие значения выбрать для параметров, определяющих эти консанты. Вопрос об их выборе обсуждается ниже.



3. Динамика массы тела куропаток в течение зимовки: *А* — на Колыме, *Б* — на Анадыре.

Пунктирные горизонтальные линии — средний вес особей, цифры — размер выборки, вертикальные черточки — стандартные отклонения.

При реконструкции суточных бюджетов в период с марта по май вводилась поправка на потерю массы тела. Калорический эквивалент принят равным 29 кдж/ч. Все расчеты в данной работе выполнены в системе единиц СИ.

Результаты и их обсуждение

Динамика массы тела

Наибольшими размерами и их наибольшими половыми различиями отличаются Нижне-колымские птицы. Куропатки Колымского нагорья наиболее мелкие. Анадырские птицы занимают промежуточное положение (см. рис. 1). И на Колыме и на Анадыре размах изменчивости массы тела был примерно одинаков.

В течение зимы масса куропаток снижается, причем у самцов и самок параллельно (рис. 3). Особенно резкое снижение — до 1,25 г/сут — отмечено на Анадыре в период с марта по май 1979 г. В этом роду численность птиц была наивысшей, качество питания наихудшим, а глубина снега в первую половину зимы на 10—11 см выше средней многолетней нормы. Это обстоятельство ускорило переход куропаток из надпойменных тундровых биотопов в пойму Анадыря. В 1978 г. он произошел уже в октябре — ноябре, в то время как зимой 1979/80 гг. птицы появились в пойме

лишь в январе. В 1980 г. их численность была примерно на порядок ниже, но падение массы тела весной, хотя и менее значительное (с мая по март 0,3—0,8 г/сут), все же было отмечено.

На Колыме максимум численности куропаток наблюдался зимой 1979/80 гг. Эта зима была аномально многоснежной, но масса куропаток на Колыме снижалась не столь резко, как в сходной ситуации на Анадыре (падение массы тела составило — 0,3—0,7 г/сут). В первом приближении эти различия можно объяснить различным соотношением между площадью гнездовых и зимних местообитаний в двух районах. На Колыме они соотносятся в пользу зимних биотопов, а на Анадыре — наоборот. К тому же на Колыме часть куропаток откочевывает к югу, где конкуренция со стороны местных птиц ослабляется.

Данные по динамике массы птиц Колымского нагорья пока отсутствуют. При средней массе самцов и самок соответственно 596 и 506 г, в многоснежную зиму 1979/80 гг. все добытые птицы были тощими. В их числе были и крайне исхудавшие экземпляры, массой менее 500 г.

Удельные калорийности кормов и экскрементов

Различия в калорийности между отдельными видами ив, включая чозению, весьма малы (табл. 1). В ряде случаев они даже перекрываются статистическими отклонениями экспериментальных данных среднее значение коэффициента вариации 1,5%). Средняя удельная калорийность ивового рациона составляет по данным табл. 1 20,63 кдж/г ($n=26$), к близкой величине приводят имеющиеся в литературе данные

Таблица 1

Удельная калорийность кормов белой куропатки (в кдж/г сухой массы)

Вид растения	Часть растения	Пункт и месяц сбора	Удельная калорийность	Число измерений
Чозения (Chosenia arbutifolia)	побеги	О — XII/75	20.87	4
Ива Шверина (Salix schwerini)	»	О — XII/74	20.30	4
Ива красивая (S. pulchra)	»	К — X/79	20.68	3
Ива ложнопятитычинковая (S. pseudopentandra)	»	А — III/78	20.45	3
Ива Колымская (S. kolymensis)	»	К — XII/78	20.42	5
Ива (Salix sp.)	»	А — XII/78	21.02	4
» »	»	А — III/79	21.19	1
» »	кора	А — IV/79	20.48	2
Среднее по всем видам ив			20.63±0.28	
Береза Миддендорфа (Betula middendorfii)	побеги с сережками	О — XII/75	23.60	4
То же	То же	К — X/79	23.53	4
Береза плосколистная (B. peatyphylla)	»	А — III/79	23.36	4
Среднее по всем видам берез			23.50±0.1	

Таблица 2

Удельная калорийность экскрементов белой куропатки (в кдж/г сухой массы)

Дата и место сбора	Фракция экскрементов	
	твердая	жидкая
К — X/79	20.88 (4)	21.24 (2)
О — XII/75	20.37 (4)	21.75 (6)
А — XII/78	21.10 (4)	20.97 (3)
А — III/79	21.37 (3)	22.55 (1)
Н — IV/79	—	21.71 (1)
Среднее	20.90±0.37	21.55±0.45

по аляскинским видам ив — 20,66 кдж/г, ($n=164$) (West, Meng, 1966; Moss, 1973). То же самое следует сказать и о калорийности разных видов березы. Ее среднее значение для двух видов берез, произрастающих на Северо-Востоке — 23,49 кдж/г ($n=12$) хорошо совпадает с результатами 79 определений по двум видам березы — 23,54 кдж/г ($n=79$) (по данным West, Meng, 1966; Moss, 1973; Андреев, 1974).

Удельная калорийность твердой фракции экскрементов (табл. 2) примерно соответствует калорийности употребляемой пищи — 20,9 кдж/г, в то время как калорийность выбросов слепого кишечника несколько выше — 21,55 кдж/г.

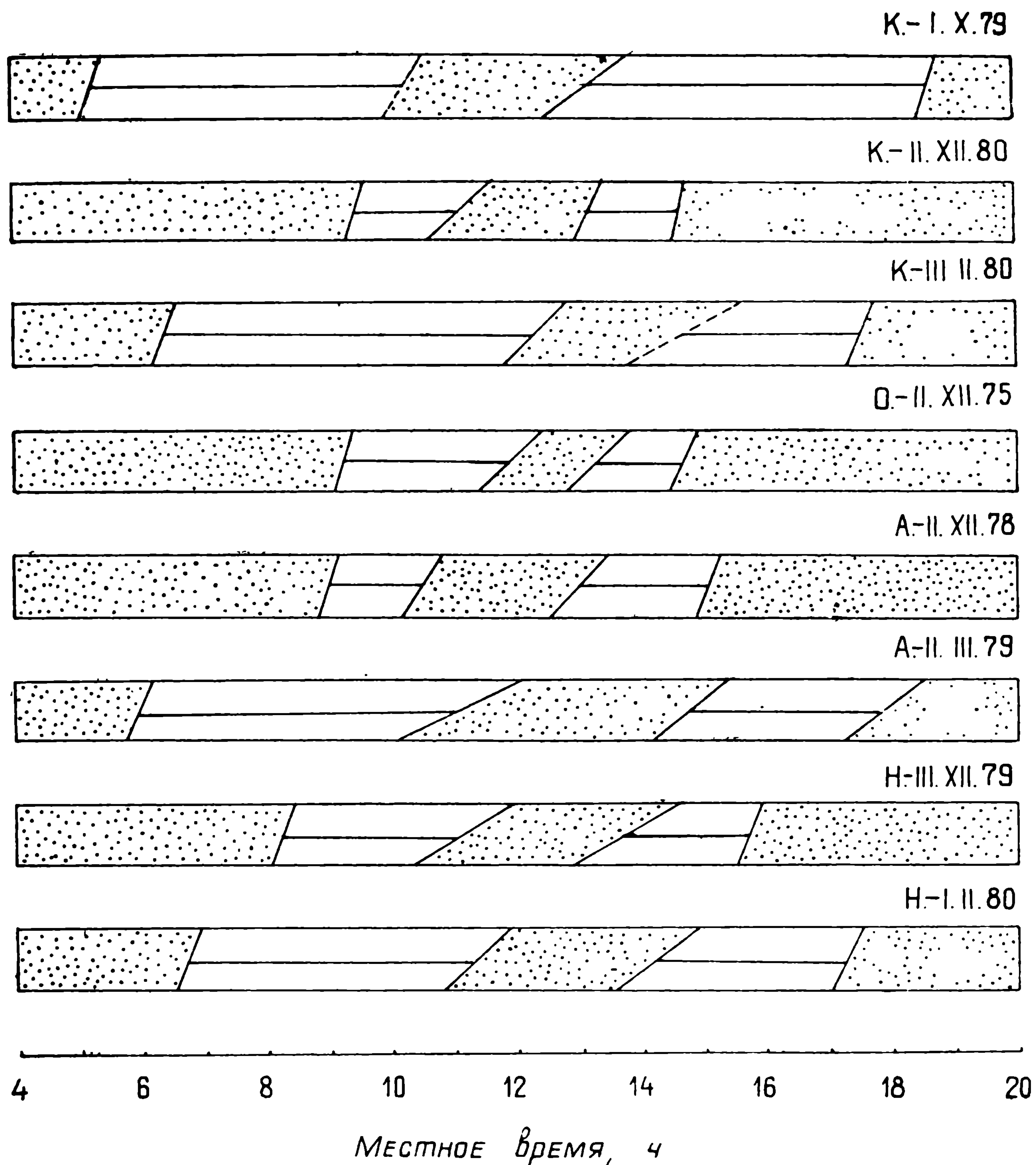


Рис. 4. Активность белой куропатки в различные месяцы.

В дальнейших расчетах использованы следующие значения удельной калорийности: для всех видов ив и чозении — 20,65 кдж/г, для всех берез — 23,5 кдж/г, для твердых экскрементов — 20,9 кдж/г, для экскрементов слепого кишечника — 21,55 кдж/г.

Бюджет времени и интенсивность поиска пищи

В норме белая куропатка имеет утреннюю и вечернюю кормежки, разделенные дневным отдыхом. Приводимые актограммы (рис. 4) построены на основе случайных встреч с птицами и в некоторых случаях требуют дальнейшего уточнения.

Речь идет в особенности о продолжительности дневного отдыха, который, как показывает количество экскрементов в дневных лунках, может быть либо непрерывным, либо нарушенным одним или несколькими периодами кормежки. Вместе с тем, из всех составляющих бюджета времени продолжительность дневного отдыха наименее вариабельна (в среднем 2,5 ч/сут).

Таблица 3

Основные составляющие суточного бюджета времени белой куропатки и затраты на добывание пищи при различных режимах кормежки (ч)

Район, широта	Декада, месяц, год	T^1_d	T^2_n	T^3_r	T^4_a	T^5_{min}	T^6_{max}
Низовья Колмы, 69°	II—XII/1980	5.3	18.7	1.9	3.4	—	—
Долина Омолона, 66,5°	II—XII/1975	5.6	18.4	1.6	4.0	2.0	4.9
Анадырь, 65°	II—XII/1978	6.0	18.0	2.2	3.7	4.0	6.4
Колымское нагорье, 62°	III—XII/1979	7.5	16.5	2.7	4.8	4.5	11.8
Среднее по всем декабрьским данным		6.1	17.9	2.1	4.0	—	—
Низовья Колымы	III—II/1980	11.4	12.6	2.7	8.7	5.8	—
Анадырь	II—III/1979	12.3	11.7	3.4	8.9	4.8	12.0
Колымское нагорье	I—II/1979	10.5	13.5	2.8	7.7	4.5	11.8

Примечание. [1] — продолжительность дня; [2] — продолжительность ночи; [3] — общий период дневного отдыха; [4] — общая продолжительность кормовой активности; [5] — минимальный возможный период кормежки; [6] — то же, максимальный.

Цифры, сведенные в табл. 3, отражают наиболее вероятный, т. е. удовлетворяющий большинству имеющихся наблюдений распорядок дня. Как следует из усредненных данных, даже в наиболее темное время года (декабрь), куропатка тратит на утреннюю и вечернюю кормежки приблизительно по два часа, разделяя их примерно двухчасовым же дневным отдыхом.

Для определения реальной скорости добывания пищи следует к скорости пополнения зоба, определяемой графически, прибавлять скорость потребления пищи, которая, по нашим определениям, составляет в дневное время в среднем 4,28 г/ч (см. ниже). Основываясь на данных о весе зоба в различные часы суток (рис. 5) можно формально выделить три режима кормежки белой куропатки: «медленный» (от 6,8 до 12,8 г/ч), «ускоренный» (до 18 г/ч) и «быстрый» (до 30 г/ч). Следует также констатировать существование комбинированного режима, когда скорость наполнения зоба, перед залеганием в снег, последовательно возрастает. Первым трем режимам соответствуют пунктирные линии с различным наклоном (рис. 5), а комбинированному — пунктирная «парабола». Сказанное хорошо согласуется с наблюдениями в природе: «медленному» режиму соответствует наземное питание, когда куропатка неспешно кормится, расхаживая по снегу среди тальников и выискивая наиболее предпочтительные части растений, такие как цветочные почки, либо тонкие веточки ив. Это, конечно, не означает, что при «медленном» режиме кормежки птицы медленно двигаются. Перед залеганием в снег куропатки, как правило, взлетают в кроны деревьев (в Нагорье это обычно чозения, а на Колыме и Анадыре — древесные ивы), что позволяет значительно увеличить скорость поступления пищи и соответствует «быстрому» режиму кормежки. Об этом свидетельствуют также данные хронометрирования (табл. 4). На разных видах растений куропатка склевывает от 26 до 76 фрагментов пищи в минуту. В короткие промежутки времени скорость при кормежке на чозении может достигать, по нашим измерениям, даже 120 шт/мин. С учетом данных о массе отдельных фрагментов пищи определены скорости добывания пищи. По усредненным оценкам, куропатка способна употреблять от 28 до 44 г корма за час, что как раз и соответствует «быстрому» режиму наполнения зоба.

Таким образом, комбинируя наземное (более предпочтительное) и древесное (более доступное) питание куропатки имеет возможность в широких пределах варьировать период кормовой активности.

На основе оценок суточного потребления пищи (табл. 5) были также подсчитаны вероятные затраты времени при питании в медленном и быстром режимах (см. табл. 2). Медленному режиму соответствует максимальное время кормежки, быстрому — минимальное. Во

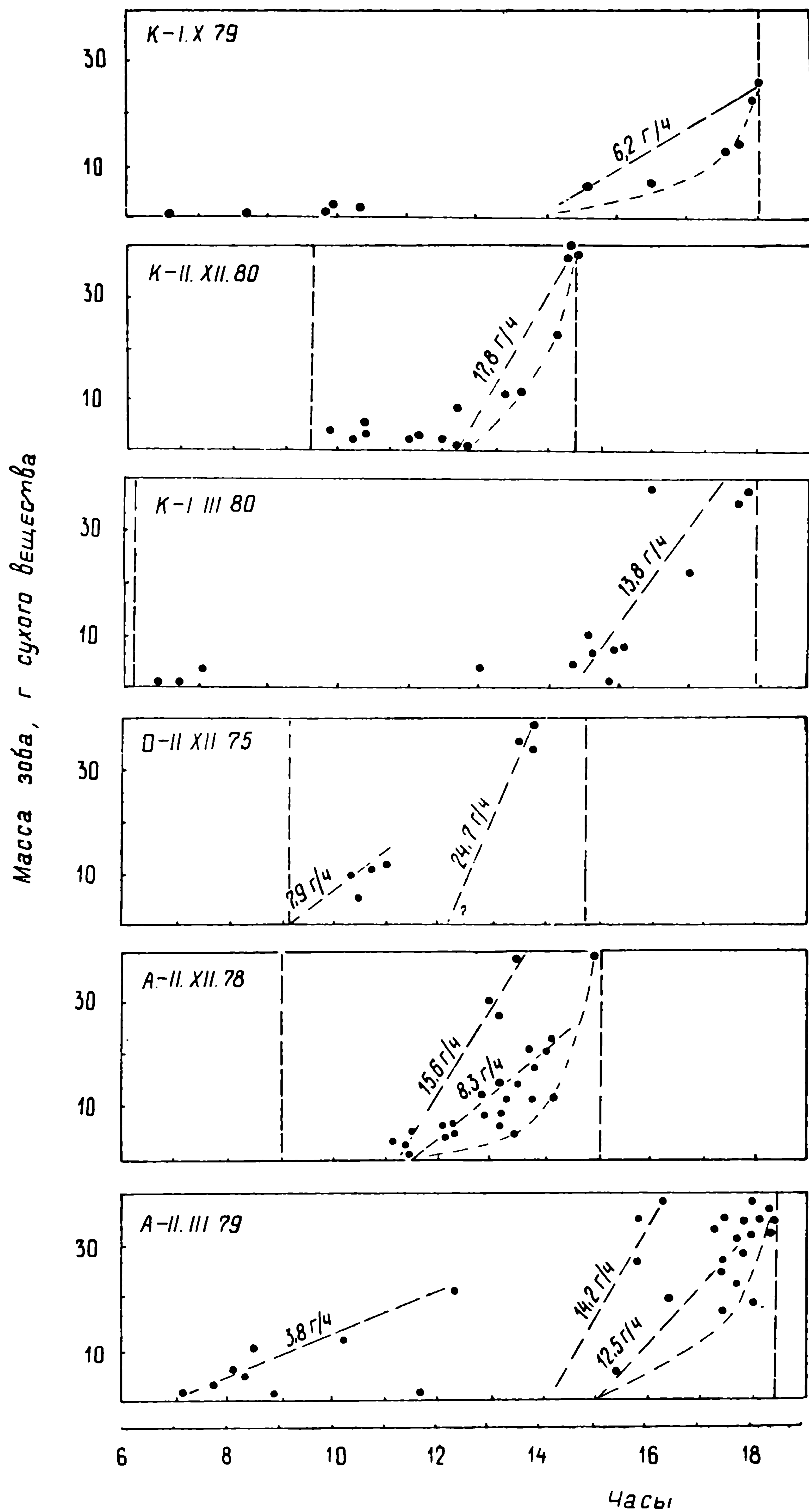


Рис. 5. Скорость увеличения массы зоба птиц во время кормежки в разных районах.

Вертикальные пунктирные линии — начало и конец сумерек, цифры — скорость увеличения массы зоба.

Таблица 4

Наивысшие скорости добывания пищи белой куропатки (результаты хронометрирования)

Место и дата наблюдений		Объект питания	Число[1] скусов в минуту	P_0[2], мг	Скорость добывания пищи, г/ч
Низовья Колымы					
1.X/79,	16-00	Salix pulchra	86	0.55	28
8.XII/80,	10-30	S. kolymensis	30—41	12	22—30
Омолон		S. schwerini	75	15	68
26.XII/75,	13-50				
Анадырь[3]		S. pseudopentaudra	50—76	14	42—64
24.XII/78,	11-00				
Нагорье[4]		Ch. arbutifolia	26—36	13	20—28
29.II/80,	8-20				
Среднее (округлено)					28—44

Примечание. [1] — в случае переходов и перелетов птицы в кроне дерева подсчитывалось с их учетом; [2] — средняя сухая масса одного фрагмента; [3] — наблюдение С. В. Тархова; [4] — наблюдение Е. И. Хлебосолова.

Таблица 5

Усредненные размеры (в мм) и масса (в мг) отдельных фрагментов ивы в питании белой куропатки

Дата	Вид растени	d[1]		p[3]
Низовья Колымы				
X/1979	S. pulchra, S. arctica	1.17	9.5	5.5
XII/1980	S. Kolymensis, S. pulchra	1.42	11.6	12
III/1980	S. lanata, S. Kolymensis	1.96	9.5	22
IV/1980	S. lanata	2.02	11.6	19
V/1980	S. pulchra	1.13	8.7	5.5
Долина Анадыря				
XII/1978	Salix sp.	1.57	11.5	15
XII/1979	»	1.69	8.9	13
III/1979	S. psendopentandra	1.71	10.9	15
IV/1979	»	1.81	13.5	20
IV/1980	»	2.11	10.4	22
V/1979	»	1.86	10.2	18
Колымское Нагорье				
I/1981	Ch. arbutifolia	1.19	—	17
II/1980	»	1.45	9.0	13
IV/1979	»	1.62	9.8	14

Примечание. [1] — средний диаметр поедаемых веток; средний коэффициент вариации, $CV=24\%$; [2] — средняя длина, $CV=30\%$; [3] — средняя сухая масса, $CV=25\%$.

всех случаях кормежка в медленном режиме близка к длине светового дня или даже превышает ее (табл. 3). Общее время активности птиц, определенное по наблюдениям в природе, располагается между двумя найденными пределами. Таким образом, в природе куропатка реализует промежуточную стратегию питания, которая, вероятно, оказывается оптимальной.

Состав, качество и суточное потребление пищи

В течение зимы питание куропаток изменяется и по компонентному составу и по качеству.

Данные по осеннему питанию интересны в том отношении, что они показывают, каким мог бы быть рацион птиц в отсутствие или при незначительной толщине снега. Например, питание Колымских куропаток в октябре 1979 года (глубина снега 5—8 см) и сразу после образования проталин в мае 1980 г. было сходным по составу, включая побеги ив (40—55%), почки березки Миддендорфа (15—34%) и листья подбела (11—44%) В снежный период основу питания составляют различные ивы либо чозения. У анадырских птиц заметную роль в рационе играет также береза. В начале зимы ива бывает представлена цветочными почками и побегами с вегетативными почками. Во вторую половину зимы цветочные почки, как правило, выпадают из рациона, а незадолго до начала таяния снега в рационе заметную долю начинает составлять ивовая кора (рис. 6). Особенно много было последней в конце зимы 1978/79 г. у анадырских птиц (у отдельных особей до 80%, в среднем 34% массы корма) и в начале мая 1980 г. у нижнеколымских птиц (в среднем 77%), т. е. в годы высокой численности птиц. Переход на питание корой был вызван на Колыме задержкой таяния снега, вследствие чего тонкие побеги S. pulchra были еще скрыты снегом, а более доступные, но и более толстые ветви S. kolymensis и S. lanata были уже изрядно объедены зайцами и самими куропатками. Кроме того, из-за высоких температур воздуха ивовые побеги теряют хрупкость, деляются упругими и куропаткам становится затруднительным их перекусывать.

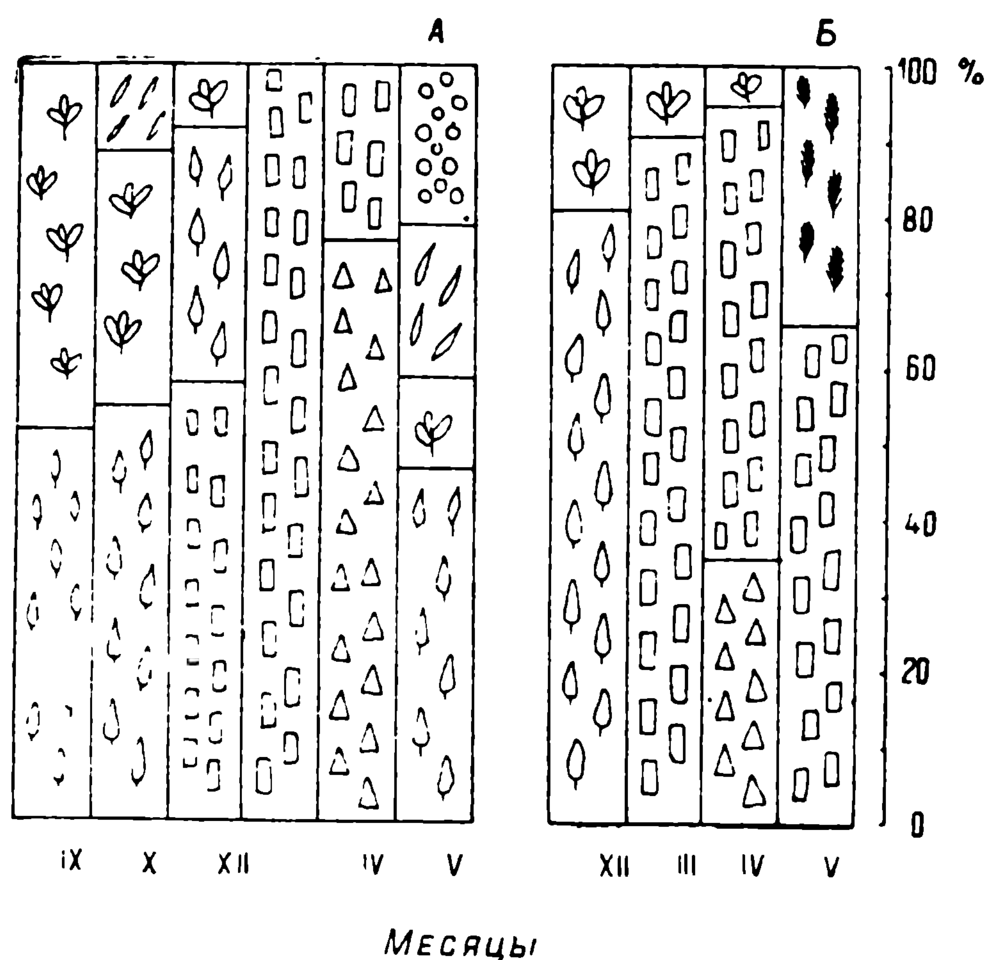


Рис. 6. Изменение состава питания куропатки в течение зимы: *А* — на Колыме, *Б* — на Анадыре.

1 — почки и побеги ивы; *2* — сережки березы, *3* — ягоды и листья вероники, дриады, брусники; *4* — ветки ивы; *5* — листья подбела; *6* — кора ивы; *7* — хвощ.

Масса и диаметр отдельных фрагментов ивовых побегов в зобах куропаток постепенно увеличиваются от осени к весне и лишь с началом таяния снега падают (табл. 5). Особенно отчетливо эти негативным сдвиги были выражены в марте — мае на Анадыре. Наибольший диаметр отдельных веточек достигал у анадырских куропаток 3,1—3,5 мм, а у колымских — 2,8—3,0, сухая масса фрагментов соответственно равнялась 35 и 40 мг.

Скорость потребления пищи из зоба в ночное время изменяется от 2,12—2,19 г/ч у нижнеколымских птиц, добытых в октябре и декабре до 3,0—3,1 г/ч у анадырских куропаток, добытых в марте (табл. 6). Пониженное потребление пищи в декабре можно объяснить длительным периодом ночевки, а повышенное потребление в марте — более грубым составом корма. Усредненное по всем имеющимся данным приведенное значение m_f составляет 2,52 г/ч ($n=12$ при коэффициенте вариации 13,5%). Считая, что днем потребление пищи в 1,7 раза выше, чем ночью, получаем для активного периода потребление на среднем уровне 4,28 г/ч.

Таблица 6

Скорость потребления пищи белой куропаткой из зоба во время ночевки

Место и дата[1] отстрела особей		Масса птицы, г	Сухая масса зоба, г	$T_п$ [2], ч	M_f [3], г/	M_f [4], г/сут
К — 19.IX/79,	18-30	530	24.4	10.4	2.53	60.7—80.3
То же,	18-35	599	22.1	10.4	2.12	50.9—68.5
К — 9.XII/80,	14-30	694	43.3	18.3*	2.30	55.2—64.3
То же,	14-35	592	37.4	18.3*	2.19	52.6—61.3
К — 14.XII/80,	14-36	620	39.0	18.5*	2.19	52.6—61.0
К — 1.III/80,	17-23	633	37.0	13.0	2.76	66.2—82.6
К — 1.III/80,	16-20	695	43.3	14.0	2.83	67.9—84.8
О — 16.XII/75,	14-40	636	42.0	18.5	2.19	52.6—58.7
А — 12.III/79,	18-22	589	34.7	11.3	3.10	74.4—95.4
А — 12.III/79,	18-07	670	37.5	11.7	3.00	72.0—92.4
Н — 31.XII/79,	15-25	470	36.4	16.7	2.52	60.5—68.9
Н — 10.II/80,	17-10	605	34.7	13.6	2.49	59.8—73.5
Среднее			—	—	2.52±0.34	60.5—74.3

Примечание. [1] — буквенные обозначения см. на рис. 1; [2] — период ночевки; звездочкой помечены периоды, уменьшавшиеся при расчетах на 1 ч (см. прим. на стр. 71); [3] — приведенная скорость потребления пищи в ночное время; [4] — суточный рацион.

Оценки средней величины суточного рациона (M_f варьируют от 60,5 до 74,3 г/сут (табл. 6). Первая цифра (нижний предел) получена при допущении, что скорость потребления пищи и ночью и днем одинакова. Вторая (верхний предел) — из условия, что в течение всего периода дневной активности скорость потребления пищи в 1,7 раза выше, чем во время отдыха. Поскольку первое допущение определенно должно вести к снижению величины m_f, а вторая, напротив, скорее всего ведет к ее завышению, наиболее вероятную величину суточного рациона, следует считать близкой к 68 г/сут (для птицы весом 600 г). Это соответствует 145 г сырой пищи.

Количество экскрементов в лунках и экскреторная энергия

Общее количество твердых экскрементов, собранных в лунках, изменяется в довольно широких пределах и в целом хорошо соответствует продолжительности периода ночевки (табл. 7). При пересчете на часовой интервал, выявляется зависимость между характером питания птиц и скоростью продукции твердых экскрементов. По усредненным для всех районов данным, она возрастает от 1,4 г/ч в декабре до 2,2 г/ч в марте — апреле. Возрастает и темп пищеварения птиц (от 4,3 до 6—6,4 шт/ч, табл. 7).

Все это можно объяснить только тем, что к весне общее потребление корма возрастает, что должно в какой-то мере компенсировать его более грубый состав и, по-видимому, снижающуюся переваримость. Согласно накопленным данным, среднее значение m_d с октября по апрель — 1,66 г/ч.

Средняя величина M_c во все месяцы остается примерно постоянной и как будто не демонстрирует никаких сезонных тенденций. В то же время, она отличается повышенной вариабельностью ($CV=32\%$ против 23% в случае M_d, табл. 7), что отчасти связано с методическими трудностями ее определения, а отчасти, вероятно, с динамичностью самого процесса пищеварения. Вообще, вариабельность показателей продукции экскрементов в 1,7—2,4 раза выше вариабельности потребления пищи (13,5%), из чего можно заключить, что у белой куропатки изменчивость энергетических показателей должна быть в большей мере обусловлена вариацией усвоения энергии из пищи, нежели изменением скорости ее потребления.

Сказанное справедливо и для составляющих экскреторной энергии (рис. 7). Будучи в среднем равным 0,11 соотношение ee_c/ee_d, претерпевает сезонные изменения. От осени к весне величина ее возрает, в то время как ee_c остается на относительно

Таблица 7

Количество экскрементов в лунках белой куропатки

Дата[1]	W (n)[2], г		M_d[4], г	M_c[5], г	T_n[6], ч	m_d[7], г ч	m_c[8], г/ч	V[9] шт/ч
			Низовья Колымы					
I.X/1979*	661 (12)	6	19.4	4.6	10.9	1.68	0.18	6.0
II.XII/1980*	653 (22)	36	27.4	4.6	18.5	1.48	0.16	4.3
III.II/1980*	676 (17)	25	26.1	4.1	12.8	1.90	0.12	4.3
III.IV/1980	617 (14)	7	15.2	3.0	6.8	2.20	0.18	5.5
			Долина Анадыря					
III.XII/1979	599 (26)	14	27.6	4.5	17.9	1.54	0.19	4.3
II.III/1979*	606 (20)	22	25.4	4.9	11.3	2.17	0.20	6.4
III.IV/1980	636 (35)	12	12.7	4.7	6.8	1.80	0.19	6.2
			Долина Омолона					
III.XI/1975	594 (16)	7	18.9	4.1	15.8	1.20	0.17	4.4
II.XII/1975*	»	17	23.8	4.1	17.8	1.34	0.17	4.3
II.III/1974	557 (7)	3	19.9	4.4	10.6	1.97	0.19	6.0
			Колымское нагорье					
III.XII/1979*	557 (25)	24	21.5	3.6	16.6	1.30	0.16	5.4
I.II/1980*	»	35	16.9	3.2	13.8	1.26	0.14	5.2
II.II/1981	599 (6)	34	19.5	3.6	12.9	1.51	0.16	6.0
III.IV/1980	— —	7	8.2	?	4.5	1.82	—	—
Среднее[10]	—	—	—	—	—	1.66±0.33	0.17±0.02	5.3

[1] — первая цифра — декада, вторая — месяц, далее — год; звездочками помечены выборки, для которых имеются данные о потреблении корма; [2] — средняя масса птиц и число экземпляров (в скобках), добытых одновременно со взятием проб; [4] — средняя масса твердых экскрементов в выборке; [3] — размер выборки; [5] — средняя масса выбросов слепого кишечника; [6] — период ночевки; [7] — приведенная (к весу 600 г) скорость продукции твердых экскрементов; [8] — приведенная условная скорость продукции жидкой фракции; [9] — темп пищеварения, т. е. среднее число «колбасок», выделенных за час; [10] — чтобы не перегружать таблицу, статистические показатели опущены. Среднее значение коэффициента вариации в каждой выборке: для M_d $CV=23\%$; для M_c $CV=32\%$.

стабильном уровне, так что ее доля в суммарной величине экскреторной энергии снижается. Это может означать, что по мере ухудшения качества питания, роль слепого кишечника в его переработке возрастает.

По усредненным данным, величина экскреторной энергии в период с октября по апрель равна 10,65 вт, а для выборок, используемых при определении показателей метаболизма в лунках в декабре — марте (отмечены звездочкой в табл. 7) — 10,3 вт.

Степень усвоения энергии и энергетика куропаток во время пребывания в лунке

Удовлетворяющие всем данным значения показателей *NM* и *MEC* можно определить, используя усредненные или единичные значения m_f (табл. 6), средние значения m_d и m_c (табл. 7), а также соответствую-

щие данные по удельной калорийности (табл. 1 и 2) и данные о составе питания (рис. 6). Такой расчет приводит к значениям $NM=4{,}3$ вт и $MEC=0{,}295$ (табл. 8), которые в целях дальнейшего сравнения могут быть приняты за «стандартные» величины.

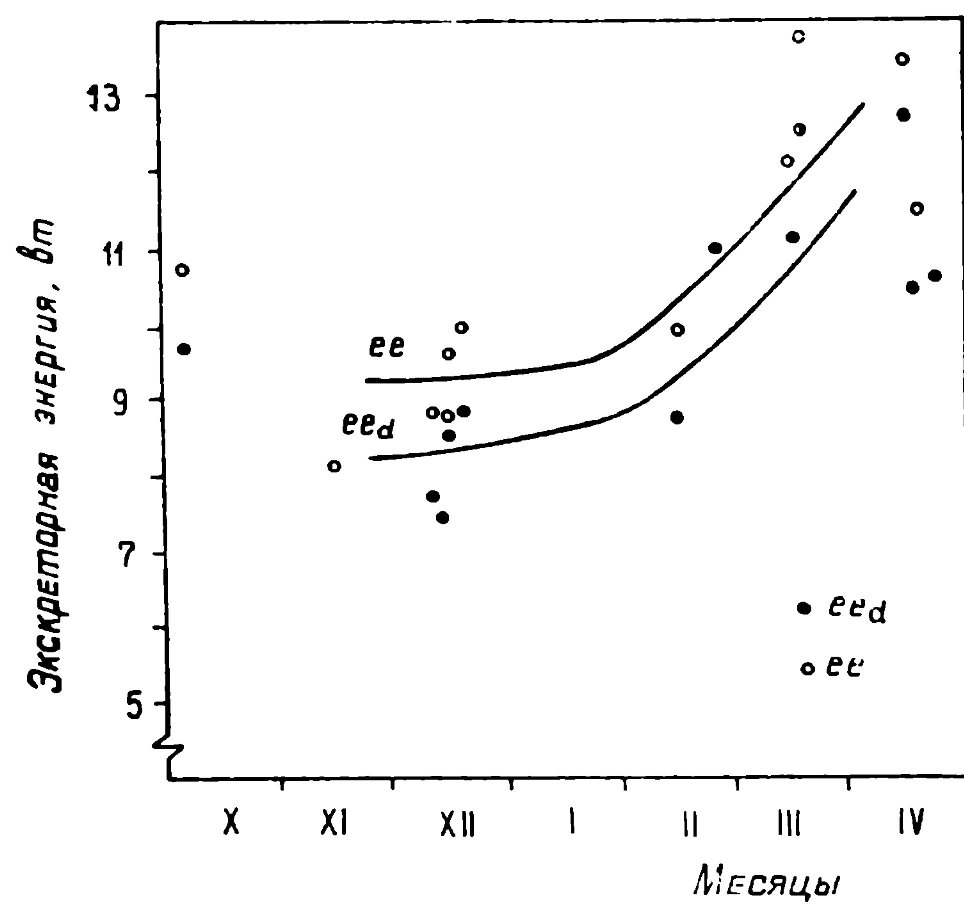


Рис. 7 Изменение величины экскреторной энергии в течение зимы.

В то же время значение этих показателей, определенные для конкретных точек (табл. 8) демонстрируют значительные отклонения от приведенных «эталонов». В обоих случаях коэффициент вариации близок к 30%.

Степень усвоения энергии варьирует от 0,23 на Анадыре и в низовьях Колымы до 0,43 в Колымском нагорье и обнаруживает связь с числом гастролитов в желудках птиц (табл. 9). Как явствует из представленных цифр, динамика содержания гастролитов в течение зимы в трех районах различна. В низовьях Колымы их число остается в течение зимы на невысоком и сравнительно постоянном уровне, в долине Анадыря оно резко уменьшается от осени к весне, а в Колымском нагорье удерживается на сравнительно высоком уровнем. Эти различия здесь не обсуждаются, но они, заметим, находят хорошее объяснение в характере местности и распределении снегового покрова в изученных рай-

Таблица 8

Скорость энергетического метаболизма в лунке и степень усвоения энергии птицами

Дата	t_a[1], °C	gei[2], вт		MEC[4]	NM[5],
Низовья Колымы					
I.X/1979	—10	14.0	10.8	0.23	3.2
II.XII/1980	—40	12.8	9.7	0.24	3.1
III.II/1980	—22	16.0	12.0	0.25	4.0
Долина Анадыря					
I.III/1979	—27	18.1	13.9	0.23	4.2
Долина Омолона					
II.XII/1975	—38	12.6	8.8	0.30	3.8
Колымское нагорье					
III.XII/1979	—40	14.5	8.5	0.41	6.0
I.II/1980	—25	14.3	8.2	0.43	6.1
Среднее	—29	14.6	10.3	0.295	4.3

Примечание. [1] — средняя температура воздуха в период отстрела птиц; [2] — усредненная валовая энергия, по данным табл. 6 с учетом калорийности и состава питания (табл. 1, рис. 6); [3] — экскреторная энергия (по отмеченным звездочкой данным табл. 7); [4] — коэффициент усвоения энергии; [5] — средний уровень энергетического метаболизма в лунке.

онах. В первом приближении зависимость между коэффициентом усвоения энергии и числом гастролитов имеет линейный характер и выражается соотношением $MEC = 0{,}21 + 0{,}003\ Z$, где Z — индекс содержания гастролитов.

Прежде чем обсуждать вариации экспериментальных значений NM, уместно выяснить, чем эта величина вообще определяется и в каких пределах она может изменяться.

Таблица 9

Среднее число гастролитов в желудках белых куропаток

Месяц	Размер выборки		m_c[2],	
		Низовья Колымы		
октябрь	19	3.0	0.11	0.47
декабрь	16	23	0.09	0.43
март	13	13	0.18	0.73
апрель	26	23	0.11	0.69
май	24	29	0.11	0.25
Среднее	—	18.4	0.12	0.51
		Долина Анадыря		
декабрь	22	37	0.14	1.0
март	18	14	0.10	1.0
апрель	44	8	0.11	0.8
май	45	6	0.12	0.7
Среднее	—	16.2	0.12	0.88
		Колымское нагорье		
январь	7	52	0.05	1.0
февраль	13	70	0.05	1.0
март	5	55	0.06	1.0
Среднее	—	59	0.05	1.0

Примечание. [1] — среднее число камней в желудках птиц, имевших гастролиты; [2] — средняя масса одного камня; [3] — доля в выборке птиц, у которых найдены гастролиты.

Если масса птицы остается постоянной, то количество энергии, усвоенной из корма (ME) и средний уровень метаболизма в лунке (NM) должны совпадать по величине. Понятно. что если они различаются, то идет либо накопление, либо, наоборот, использование запасных веществ в теле птицы. Верхний предел усвоенной энергии зависит от возможности наполнения зоба, степени переваримости корма и общего периода ночевки, который максимален в декабре и неодинаков на разных широтах. Следовательно, верхний возможный предел NM определяется выражением $ME_{max} = q_f \cdot P_f \cdot MEC/T_n$. Значение удельной калорийности примем равным 20.65 кдж/г. Наибольшая сырая масса зоба, обнаруженная в наших исследованиях, равнялась 99.5 г (самец весом 694 г, добытый вечером 9 декабря 1980 г.). В данном случае наполненный зоб составлял 14.3% массы тела. У 10 других птиц, добытых в сходной ситуации, эта величина изменялась от 9.6 до 15.8%, равняясь в среднем 13.6%. Для птицы массой 600 г — это соответствует 82 г сырой или 39 г сухой пищи. Предельное значение MEC условно примем равным 0,46, поскольку в многочисленных экспериментах по питанию белой куропатки эта величина не перекрывалась (Moss, Haussen, 1980). Отсюда, возможный предел усвоенной энергии определяется соотношением $ME = 103/T_n$ вт.

Отметим далее, что условие о максимальном наполнении зоба перед ночевкой ($P_f = \mathrm{const}$), выдерживаются лишь при $T_n > 16$ час. При меньших периодах ночевки, птицы не стремятся переполнять зоб. Поэтому при $T_n < 16$ целесообразно принять дру-

гое условие, а именно то, что константой становится скорость потребления пищи m_f const=2.52 г/ч тогда ME_{max}=const=6.65 вт.

Минимальный возможный уровень метаболизма в лунках складывается из затрат на базальный метаболизм *(BM)*, затрат тепла на согревание промороженной пищи (q_n') и затрат энергии на терморегуляцию: $NM_{min} = BM + q_h' + C(t_s - t_c)$, где С — удельная теплоотдача куропатки в покое (вт/°С), t_s — средняя температура в снежной камере, t_c — нижняя критическая температура.

Определяя уровень базального метаболизма белой куроптаки, Вест нашел его заметно более высоким, чем следовало бы ожидать для неворобьиной птицы соответствующих размеров (West, 1972). Сходные, хотя и менее выраженные уклонения были обнаружены В. М. Гавриловым (Kendeigh, et al., 1977). Величина *BM*, ожидаемая для абстрактной неворобьиной птицы массой 600 г составляет 2,78 вт/особь (по уравнению $BM = 0.0314\ m^{0.701}$ вт/особь, Kendeigh et al., 1977), а среднее значение *BM* белой куропатки, рассчитанное для той же массы по данным упомянутых авторов, составляют 3.22 вт/особь. Поскольку удовлетворительного объяснения столь заметной разнице пока не найдено, ниже обе эти цифры используются в качестве условных констант.

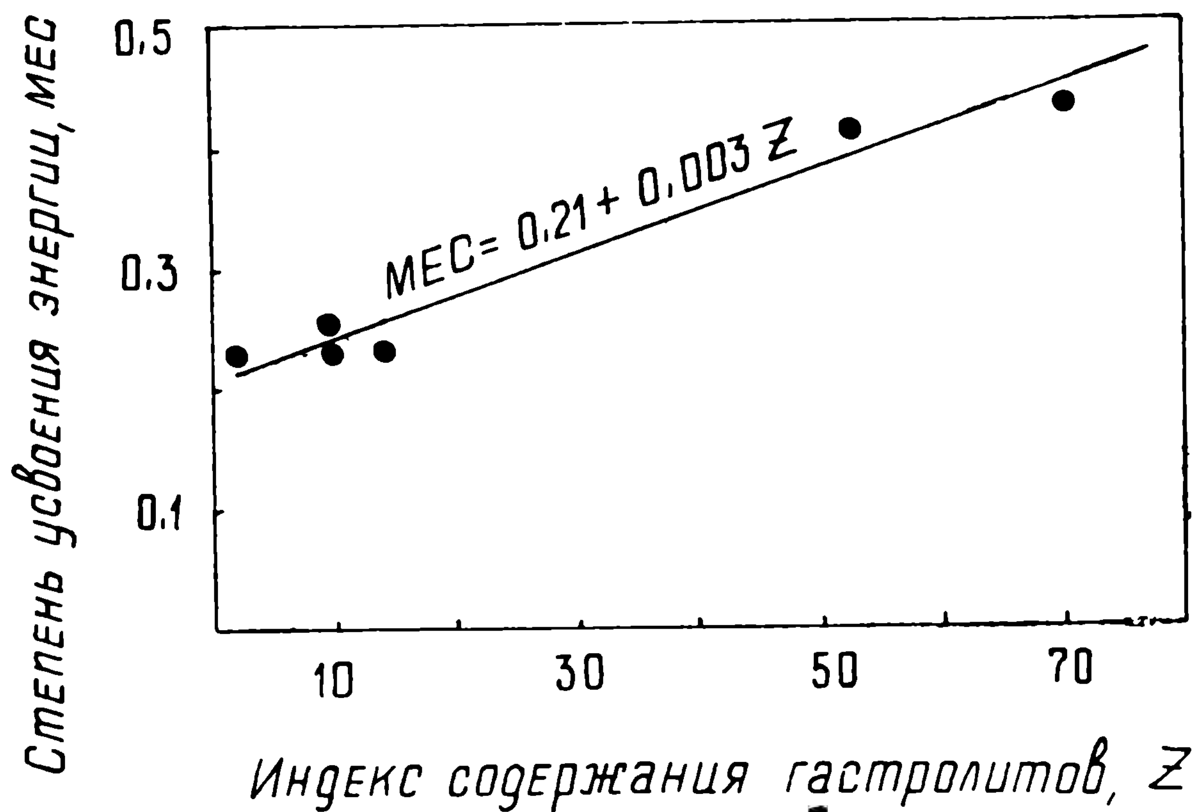


Рис. 8. Связь между числом гастролитов в желудке и перевариваемостью корма у белой куропатки.

Значение q_h' подсчитывается по формуле $q_h' = C_f \cdot P_f \cdot (t_b - t_a) / T_n$ (обозначения те же, что в уравнении 4). Принимая C_f=4,3 дж/г (Андреев, 1980) P_f=82 г, t_b=42° имеем $q_h' = (14{,}7 - 0{,}35\,t_a) / T_n$. Температура t_a имеет промежуточное значение между температурой наружного воздуха и температурой в лунке, поскольку часть тепла, идущего на согревание пищи, птица получает за счет повышенной температуры в толще снега. Таким образом, чем выше температура наружного воздуха и дольше период ночевки, тем меньше должна быть энергетическая надбавка на согревание корма.

Затратами на терморегуляцию в лунке при определении минимального уровня *NM* можно пренебречь. Это оправдывается тем, что температура в лунках тетеревиных птиц поддерживается в интервале от —10 до 0° (Волков, 1968; Андреев, 1977, Korhonen, 1979) и у белой куропатки определенно превышает критическую (—6°, West, 1972). Добавим, что ширина снежных камер составляет, по нашим измерениям, 180—195 мм, а куропатка средних размеров с прижатым оперением имеет в ширину 120—130 мм, т. е., пребывая в лунке, куропатка имеет возможность распушать оперение, предельно снижая критическую температуру. Следовательно, ожидаемая величина нижнего предела *NM* при данном периоде ночевки зависит от выбора того или иного значения базального метаболизма, периода ночевки и температуры t_a'

Анализ соотношений между интересующими нас пределами (рис. 9) показывает, что они, в зависимости от принятых условий, близко сходятся при T_n от 20 до 22 ч. Это означает, что возможности сохранения нулевого энергетического баланса при значениях *MEC* ниже принятого (0,46) в середине зимы (T_n=16—19 ч) резко снижаются. Верхний предел ограничен одной ломаной линией А—В, в то время как нижний предел *NM* подсчитан для двух случаев: а) *BM*=3,22; t_n'=—30° (условная средняя температура воздуха зимой) и б) *BM*=2,78 вт, t_a'=—5° (условная средняя температура в лунке). Истинный нижний предел рас-

полагается, очевидно, между определенными таким путем лимитами. Им соответствуют линии *B* и *C* на рис. 9. Вместе с линией *A—B* они очерчивают зону (заштрихована), в которой могут располагаться экспериментальные значения *NM*, если птицами выдерживается нулевой баланс энергии (постоянный вес). На той же схеме черными кружками отмечены экспериментальные значения величины *ME* (табл. 8), а светлые кружки соответствуют значениям *ME*, которые были реконструированы по данным о динамике экскреторной энергии (табл. 7, рис. 7), и коэффициенте *MEC* (табл. 8, рис. 8). Линия на уровне 4,5 вт соответствует среднему уровню *ME*, определенному по всем — измерен-

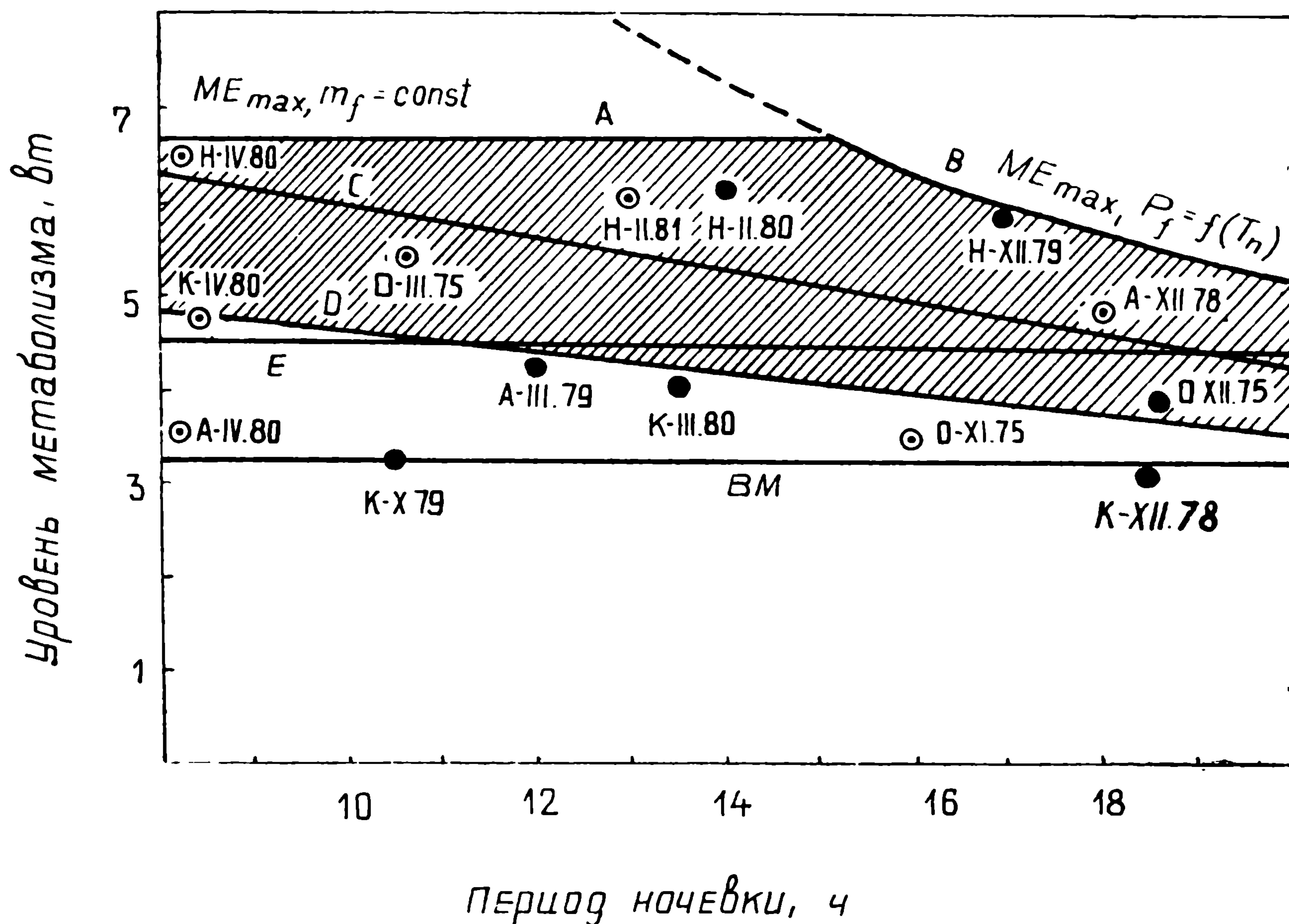


Рис. 9. Расчетные пределых и экспериментальные значения уровня метаболизма белой куропатки в лунке.

A — верхний предел при m_f=const; *C* — нижний предел при *BM*=3,22 вт и t_a=—30°; *D* — то же при *BM*=2,78 и t_a=5°; *E* — средний уровень. Черные кружки — измеренные значения, светлые — восстановленные по экскреторной энергии.

ным и реконструированным — значениям *ME* (n=13). Эта величина, тяготея к нижнему пределу, все же попадает в очерченную зону при T_n>10 ч. Это означает, что в целом нулевой баланс энергии куропатки зимой, вероятно, все же способны удерживать, хотя и с трудом.

Однако при очень долгих ночах и (или) недостаточной степени усвоения энергии, как например, на Колыме и Омолоне в декабре, а весной на Анадыре, поддержание энергетического баланса возможно лишь за счет потерь массы тела. В декабре птицы могут использовать имеющиеся у них небольшие запасы жира, а весной компенсация потерь энергии идет за счет мышц. Соответствующий расчет показывает, что в декабре, при найденном нами дефиците энергии (около 0,9 вт), нижнеколымские куропатки должны ежедневно терять примерно 1,5 г жира. Главная причина обнаруженного дефицита — сравнительно низкое значение *MEC* (0,24). Откочевывая к югу на 70—100 км и более (Андреев, 1980), нижнеколымские куропатки могут, вероятно, легче поддерживать нулевой баланс, поскольку при этом сокращается период ночевки и благодаря близости гор, облегчается поиск гастролитов.

Реконструкция суточных бюджетов энергии

Зимой при постоянной массе птиц величины суточного бюджета энергии (*ДЕВ*), метаболизированной энергии (*ME*) и энергии свободного существования (*EM*) должны численно совпадать. Обобщенную вели-

чину суточного бюджета для всех рассматриваемых районов нетрудно рассчитать из найденных ранее средних: M_f=68 г, q_f=20,65 кдж/г (допускается, что питание включает только иву) и MEC=0,295. Отсюда $DEB=ME$=414,2 кдж/сут. При обнаруженных нами пределах изменения MEC — от 0,23 до 0,43 эта величина должна варьировать от 323 до 604 кдж/сут, что соответствует среднему уровню метаболизма от 3,74 до 6,98 вт.

Как и в случае ночного метаболизма, анализу экспериментальных данных по DEB удобно предпослать определение его наиболее вероятных ожидаемых значений, а также выявление возможных пределов этой величины и их сезонной динамики. При этом условно примем, что масса тела в течение зимы не изменяется.

Наиболее вероятные значения суточного бюджета энергии восстановим, исходя из близкого к реальности условия, что скорость потребления пищи из зоба в лунке

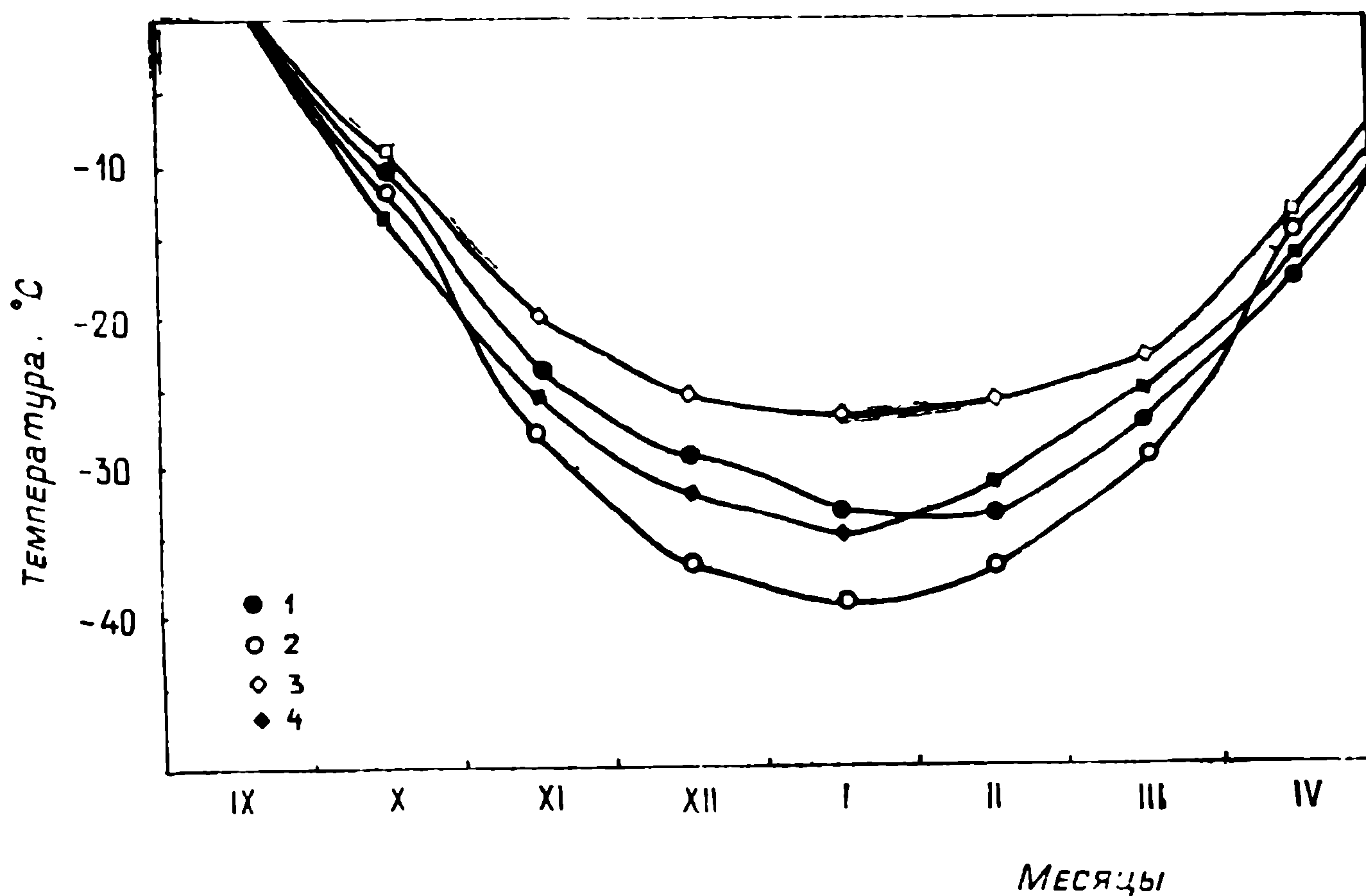


Рис. 10. Среднедекадные температуры воздуха в трех точках Северо-Востока СССР.

остается на постоянном уровне, т. е. m_f=const=2,52 г (табл. 6). Далее отметим, что из трех компонентов суточного бюджета времени наиболее постоянно время дневного отдыха, т. е. T_r=const=2,5 ч (табл. 3). Отсюда, период активности в течение зимы будет определяться по уравнению:

$$T_a=21{,}5-T_n$$

Период ночевки устанавливается из графиков освещенности (рис. 2), а входящую в уравнение дневного метаболизма (DM) переменную t_a определим из данных о ходе среднедекадных температур в разных точках Северо-Востока СССР (рис. 10). Базальный метаболизм примем равным 3,22 вт. Константа C_1 — уравнение (1) — может быть рассчитана из условия, что расход энергии в полете превышает базальный уровень в 12 раз (Kendeigh et al., 1977), т. е. $C_1=12\cdot3{,}22\cdot90=3{,}48$ кдж/сут. Другим величинам, входящим в уравнения 3 и 4, можно придать следующие значения: c_a=0,042 вт/град (Kendeigh et al., 1977; Гаврилов, 1980), t_c=—6°C (West, 1972), c_f=4,3 дж/г (Андреев, 1980), m_{fd}=4,28 г/ч, i=0,47 (см. выше). С учетом перечисленного константы в уравнении (3) примут следующие значения: C_2=5,17 вт, C_3= =0,05 вт/град, откуда DM=18,6—0,18 кдж/ч.

Основываясь на приведенных параметрах, восстановим по уравнению (2) ожидаемые для трех точек Северо-Востока — низовьев Колымы, долины Анадыря и Колымского нагорья — значения DEB. Сделаем это при двух различных условиях: 1) степень усвоения энергии в течение зимы остается на постоянном среднем уровне, т. е. MEC= =const=0,295; и 2) степень усвоения энергии равномерно снижается от 0,45 в ноябре до 0,25 в марте, т. е. $MEC=f(Z)$. Построенные при таких допущениях зависимости (рис. 11) показывают, что при постоянном MEC энергия существования должна несколько возрастать к весне, а при переменном MEC она, напротив, должна быстро снижаться. В данном случае абсолютные значения DEB не столь важны, как их тенденции, вызванные изменением параметров t_a, T_a и MEC. Приведенные схемы позволяют утверждать, что различия в средних температурах воздуха между районами мало сказываются на бюджетах времени куропаток, а последние влияют на их энергетику гораздо слабее, чем степень усвоения энергии из пищи.

Теперь постараемся выявить границы, в которых могут располагаться экспериментальные значения *DEB*. Вероятный верхний предел определим по максимально возможному значению метаболизированной энергии из условия, что в течение всего дня птица активно кормится, т. е. $T_a = 24 - T_n$. Отсюда $ME_{max} = gei \cdot MEC_{max}(40{,}8 - 0{,}7\,T_n)$. Эта предельная величина рассчитана опять-таки для двух режимов — статического, при котором степень усвоения энергии в течение зимы не меняется (*MEC* =

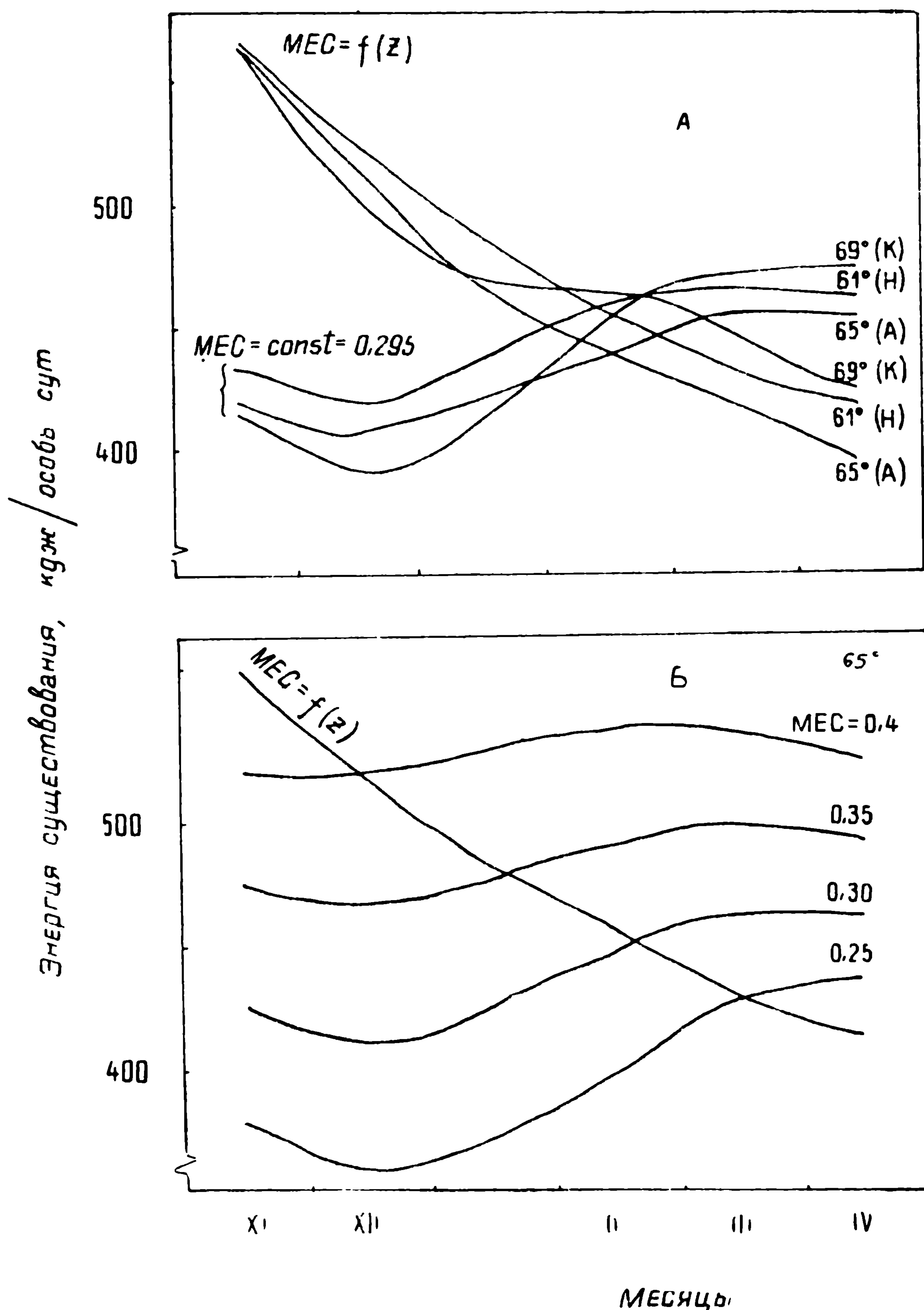


Рис. 11. *А* — характер сезонного изменения энергии существования в трех географических точках при различных значениях *MEC*.

Б — то же при фиксированных значениях *MEC* по усредненным для трех районов данным.

= const = 0,45; 0,40   0,25) и динамического, при котором *MEC* снижается от 0,45 в ноябре — декабре до 0,25 в апреле.

Вероятный нижний предел величины *DEB* определим по минимальному значению энергии существования из допущений, что метаболизм в лунке равен базальному уровню, т. е. $NM = BM = 3{,}22$ вт, а период кормовой активности T_a либо в течение всей зимы остается неизменным и равным 4 ч (среднее значение для декабря, табл. 3), т. е. $T_a = \text{const}$, либо он постепенно возрастает от 4 ч осенью до 9 ч весной, т. е. $T_a = f(T_d)$.

При постоянном *MEC* верхний предел *DEB* к середине зимы снижается, а затем быстро возрастает (рис. 12). В случае же переменного *MEC* верхний предел, напротив,

неуклонно снижается, приближаясь весной к нижнему пределу. Заметим, что принятые выше динамические условия $MEC=f(Z)$ и $T_a=f(T_d)$ ближе к реальности, чем статические условия. Это следует, в частности, из данных о сокращении числа гастролитов в желудках птиц и ухудшении качества пищи, а также из наблюдений по суточной активности.

Сопоставляя с найденными пределами реконструированные по энергетическим данным значения *DEB* для отдельных популяций, видим, что большинство точек попадает в установленные пределы, а само значение *DEB* имеет тенденцию увеличиваться к весне. Заштрихованные зоны соответствуют значениям, найденным по величине суточного рациона (табл. 6) и коэффициенту *MEC*. Отчетливо видно, что при низ-

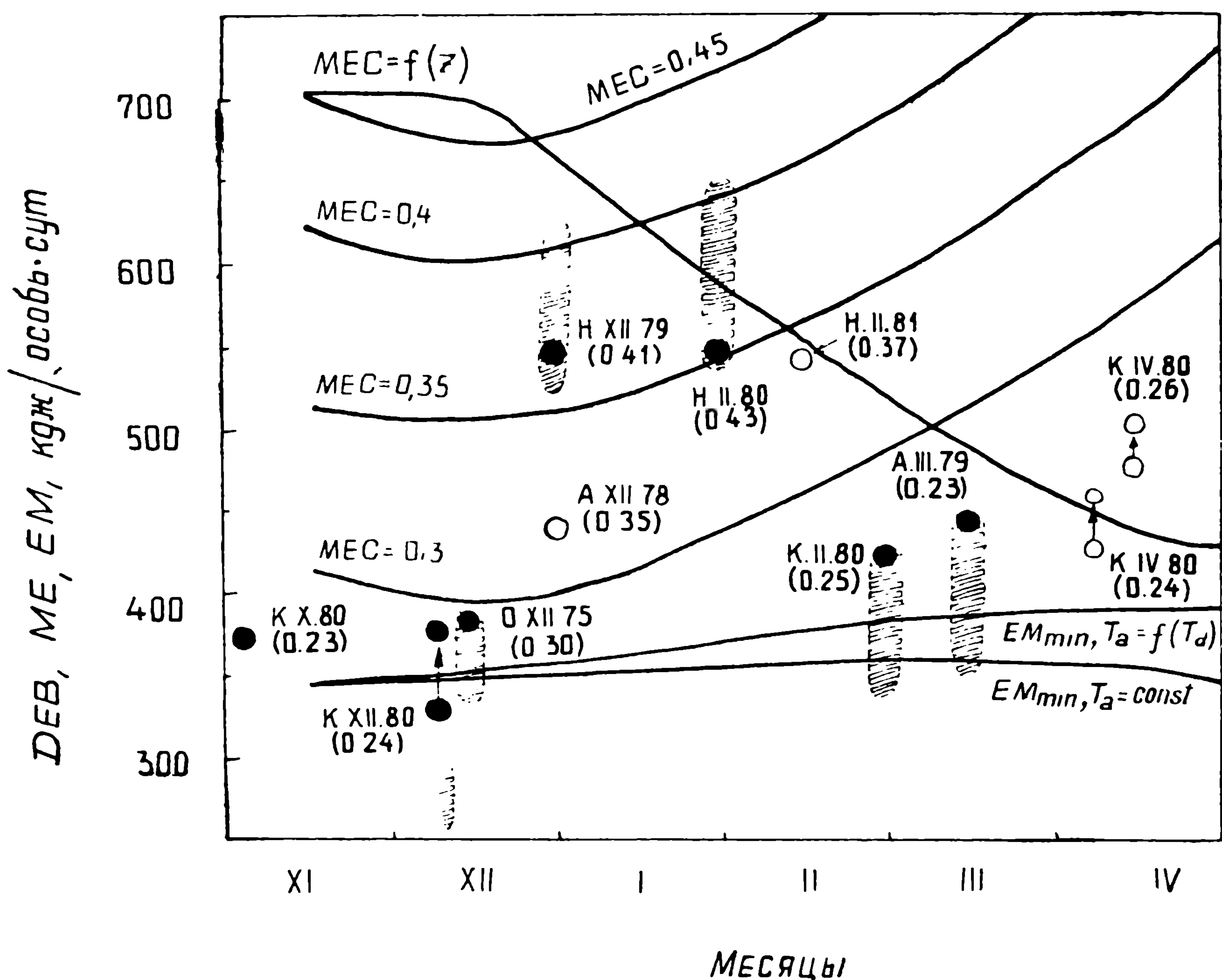


Рис. 12. Возможные пределы и экспериментальные значения энергии существования.

Черные кружки — по данным табл. 8, светлые — по экскреторной энергии. Заштрихованные зоны — значения метаболизированной энергии, определенные по суточному потреблению пищи. В скобках — значения *MEC*, вертикальными стрелками показаны значения *DEB*, исправленные соответственно весовым потерям.

ком *MEC* (Колыма, Анадырь) значения, вычисленные по уравнению 2, совпадают с верхним пределом величины, рассчитанной по M_1, а в случае высокого *MEC* — наоборот, с нижним (нагорье). Это означает, что в первом случае потребление пищи в дневные часы было, по-видимому, выше, чем предположено нами, исходя из данных Мосса (1973). Во втором случае справедливо, по-видимому, обратное утверждение. Средняя величина *EM*, рассчитанная по всем точкам, располагается между 433 и 450 кдж/сут.

Полученные данные свидетельствуют о том, что переваримость корма сильнейшим образом влияет на энергетику особей и состояние популяции куропаток. В случае снижения степени усвоения энергии птицы оказываются весной стесненными в довольно узких пределах, которые ограничивают возможности сохранения энергетического баланса без потерь массы тела. Не только декабрь с его долгими ночами, но и затяжная, многоснежная весна может оказаться лимитирующим периодом в годовом цикле белой куропатки на северо-востоке Азии,

Таблица 10

Энергия существования белой куропатки в зимнее время по данным разных авторов

Источ	Район исследований, широта, средняя температура воздуха	Методик	Период активности птиц, ч	Масса тела	*МЕС*	Энергия существования, кдж/сут	
							приведенное к „стандартной“ массе тела
West, 1968	Аляска, 64°, —20° С	опыты в клетках на искусств. диете	в течение зимы	608 (♂) 540 (♀)	— —	495 502	491 535
West, 1968	Аляска, 64°, —20° С	ориентировочный расчет для естеств. условий	6	—	0.45	691	691
Moss, 1973	Аляска, 64°	полевая, диета природная	8	550 (оба пола)	0.44	586—669	618—706
Гаврилов, 1980	Москва, 55°, 0° С	опыты в клетках, диета искусств.	—	524 (оба пола)	—	479	520
Höglund, 1981	Швеция, 64°, от 0 до —8° С	опыты в клетках, рацион — береза	10	530 (оба пола)	0.46	465±167	501±180
Андреев, данная работа	Северо-восток Азии, 61—69°, от —20 до —45° С	полевая, рацион — ива	4—8	600 (оба пола)	0.23—0.43	—	323—604
						Средняя (ориентировочно)	552

Судя по всему, кризисная для куропаток ситуация складывается довольно часто, однако только в годы высокой численности птиц и при многоснежье (т. е. при воздействии факторов, ухудшающих доступ к пище и ее качество, а также затрудняющих поиск гастролитов) эта ситуация реализуется, будучи, по-видимому, достаточно серьезной предпосылкой к снижению репродуктивного потенциала популяции в весенний период.

В табл. 10 приведено сравнение *DEB* белых куропаток, изучавшихся различными методами и в разных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев А. В. О путях приспособления тетеревиных птиц к зимним условиям существования. — В кн.: Зоол. иссл. Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974, с. 108—111.

Андреев А. В. Температурные условия в снежных лунках рябчика (Tetrastes bonasia kolymensis). — Экология, 1977, № 5, с. 93—95.

Андреев А. В. Материалы по биологии тетеревиных птиц Северо-Восточной Азии в зимний период. — В кн.: Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток, 1979.

Андреев А. В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М., «Наука», 1980, с. 3—163.

Волков Н. И. Экспериментальное изучение температурных условий в снежных норах тетеревиных птиц. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 2, с. 283—286.

Гаврилов В. М. Энергия существования куриных: зависимость от температуры среды, сезона и размеров тела. — Орнитология, 1980, вып. 15, изд. МГУ, с. 73—79.

Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология, 1980, вып. 15, изд. МГУ, с. 63—74.

Мак-Дональд П., Эдвардс Р., Гринхалдж Д. Питание животных. М., «Колос», 1970.

Скуратов С. М., Колесов В. П., Воробьев А. Ф. — Термохимия, изд. МГУ, 1964.

Справочник по климату СССР. Вып. 33, ч. 2. Л. Гидрометеоиздат, 1966.

Höglund N. H. Om dalripans vinterekologi. — Fauna och Flora, 1981, vol. 76, p. 1—12.

Kendeigh S. Ch., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. — In: Granivorous Birds in Ecosystems. Cambridge, IBP, 1977, vol. 12, p. 127—204.

Korhonen K. Microclimate in the snow burrows of willow grouse (Lagopus lagopus). — Ann. Zool. Fennici, 1980, vol. 17, N 1, p. 5—10.

Moss R. The digestion and intake of winter foods by wild ptarmigan in Alaska — Condor, 1973, vol. 75, N 3, p. 293—300.

Moss R., Hannssen I. Grouse Nutrition. — Nutrition Abstracts and Reviews. Series B, 1980, vol. 50, N 11, p. 555—567

West G. C. Bioenergetics of captive willow ptarmigan under natural conditions. — Ecology, 1968, vol. 49, N 6, p. 1036—1045.

West G. C. Seasonal differencies in resting metabolic rate of Alaskan ptarmigan. — Comp. Biochem. and Physiol., 1972, vol. 42A, p. 867—876.

West G. C., Meng M. S. Nutrition of willow ptarmigan in Northern Alaska. — Auk, 1966, vol. 83, N 4, p. 603—615.

A. V. Andreev

WINTER ENERGETICS AND TIME BUDGET IN FLUCTUATING POPULATIONS OF PTARMIGAN, LAGOPUS LAGOPUS (L.), IN NORTH-EASTERN ASIA

ABSTRACT. — 1. Food (table 1, 4, 5, fig. 6), feeding rate (table 6), crop mass (fig. 5), body mass (fig. 3), excretion (table 7), energy content of excrets (table 2, fig. 7) and time budgets (table 3, fig. 4) were studied in four local populations of ptarmigan (fig. 1) under strong winter conditions (fig. 2, 10).

2. Daily energy bedgets were calculated according data on excretory energy and *MEC* (fig. 9) and from time budgets.

3. *DEB* vary between 323—604 kJ/day (mean value 552 kJ/day) in correlation with food variations, mass of gastrolites and level of *MEC* (table 9, fig. 8, 11).

Т. Д. Воробьева

СУТОЧНЫЕ БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ ПИСКУЛЕК ANSER ERYTHROPUS, ЗИМУЮЩИХ НА ЮГО-ЗАПАДНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Из известных методов оценки суточной потребности животных в пище и энергии некоторые использованы для измерения этих показателей у гусей в зимний период в естественной обстановке.

1. *Метод учета съеденной пищи.* Обычно применяется для птиц, содержащихся в клетке, но может быть использован и для свободноживущих гусей, так как они, питаясь травой, оставляют хорошо заметные поеди. Метод заключается в сравнении запасов корма на посещаемых и изолированных от посещения птиц площадках при известной величине нагрузки на посещаемые участки. Этим методом определили (Ebbinge et al., 1975) потребность в корме белощеких казарок Branta leucopsis в 2—2,5 раза более высокую, чем дают другие методы. По-видимому, данным способом трудно получить реальное потребление корма в природе.
2. *Метод расчета съеденного корма по количеству выделенных экскретов.* При этом известными должны быть усвояемости корма и калорийности корма и экскретов. Этим методом определяли суточную потребность в пище у белощеких казарок (Ebbinge et al., 1975).
3. *Расчет суточной потребности в энергии по обобщающим уравнениям,* полученным на клеточных птицах (Kendeigh et al., 1977) или по данным об энергетике других свободноживущих видов (уравнения King, 1974; Дольник, Кинжевская, 1980). Результаты этого метода часто используют для сравнения с результатами определения потребности в энергии свободноживущих птиц.
4. *Метод пересчета суточного бюджета времени (DTB) в суточный бюджет энергии (DEB).* При пересчете используется система коэффициентов, отражающих различие в затратах энергии на разные типы активности относительно уровня базального метаболизма. Для определения энергетических затрат зимующих гусей этот метод не применяли.

Из перечисленных методов последний представляет особый интерес. Помимо получения конечных результатов, т. е. потребности в энергии и пище, он дает возможность выяснить, какие типы активности и какие факторы, влияющие на них, лимитируют удовлетвортельный баланс энергии со средой. В литературе до сих пор мало исследований, в которых использовали для сравнения несколько методов. Настоящая статья посвящена выяснению *DEB* пискулек Anser erythropus двумя методами — расчетом на основе *DTB* и по суточной порции экскретов.

Материал и методика

Материал собирали в декабре 1978 г., январе — марте 1979 г. и, частично, в январе 1980 г. на территории Кызыл-Агачского заповедника на юго-западном побережье Каспийского моря, в зоне субтропического климата с мягкими, преимущественно бесснежными зимами. Среднемесячная температура января — самого холодного месяца — —2,4—3,7° С. Для характеристики температурных условий взяты данные метеостанции Нефтечала, расположенной в 30 кмсевернее пункта наблюдений, также вблизи побережья Каспийского моря, в условиях равнинного рельефа. Температуру воздуха 28 декабря 1978 г. измеряли по максимальному и минимальному термометрам, установленным в месте кормежки гусей.

Пискульки проводят на зимовке около 5 мес. Массовый прилет происходит во второй половине октября, весенние миграции начинаются со второй декады марта. Прибрежные мелководья северо-западной части Большого Кызыл-Агачского залива, занимающего площадь около 40 000 га, служат местами ночного отдыха пискулек. На протяжении всей зимовки они кормятся на побережье залива в полупустынной растительности, где расположен участок улучшенных кормовых угодий: посевы озимого ячменя, обработанные дискованием и выжиганием залежные участки кормовых полей, выжженная естественная растительность. Питаются зеленью злаков (озимого ячменя, плевела жесткого и персидского и др.) с небольшой примесью разнотравья (донник индийский, звездчатка и др.). Как и другие виды гусей, пискульки зимуют в крупных, до нескольких тысяч птиц, стаях. Активны в светлое время суток — с восхода солнца до поздних сумерек. В течение дня один раз (реже 2—3) летают на водопой. При выпадении осадков довольствуются влагой, поступающей с кормом.

С пискульками зимуют и другие виды гусей. Это — краснозобая казарка Rufibranta ruficollis (зимой 1978/1979 гг. ее численность не превышала 52 особей) и белолобый гусь Anser albifrons (несколько десятков птиц). Краснозобых казарок при регистрации активности во внимание не принимали. Возможен учет активности внешне сходных с пискульками белолобых гусей, но при малочисленности последних это не могло оказать заметного влияния на результаты.

Регистрация активности. Наблюдения за гусями проводили на кормовых полях, площадь которых около 500 га. За указанный период получено 7 записей дневного бюджета времени пискулек: 28 декабря 1978 г., 12, 18, 26, 28 февраля и 12 марта 1979 г., 31 января 1980 г. Кроме того, 15 февраля 1979 г. проведены наблюдения за поведением гусей на водопое, а 5 и 7 февраля 1979 г. — на ночевке: в течение 40 мин утром и 30 вечером детали поведения регистрировали визуально, в остальное время — по голосам на слух (последнее касается полетов). С использованием указанных материалов рассчитано 7 суточных бюджетов времени.

Общую численность пискулек (табл. 1) устанавливали во время их утреннего перелета в кормовые угодья, подразделяя весь период на десятиминутные отрезки. Середину десятиминутного отрезка, в течение которого пролетело наибольшее число птиц, принимали за точку начала дневной активности. Аналогично находили момент окончания активности вечером.

Таблица 1

Погодные условия, сроки вылета и численность пискулек в дни наблюдения

Дата	Температура воздуха, °С			Осадки в течение дня, мм	Облачность, баллы	Направление ветра	Длина дня, ч	Сроки вылета с места ночевки	Сроки возвращения на ночевку	Продолжительность пребывания в кормовых угодьях, ч	Численность пискулек под наблюдением, тыс.
	средняя	максимальная	минимальная								
28.XII	5.7	11.0	1.0	—	1	западный, слабый	9.30	8^{07}	17^{37}	9.50	1.31
12.II	7.4	9.5	5.3	—	0—2	восточный, умеренный	10.47	8^{07}	18^{15}	10.13	3.00
18.II	0.5	3.7	—0.6	1.2, снег	10	северо-восточный, умеренный	10.87	7^{52}	18^{28}	10.60	7.80
26.II	3.8	5.9	2.3	0.7, дождь	10	северо-западный, умеренный	11.20	7^{32}	18^{58}	11.43	7.81
28.II	4.4	6.3	2.5	3.5, дождь	10	восточный, слабый	11.30	7^{14}	18^{18}	11.06	7.17
12.III	9.7	14.1	7.1	—	10—0	штиль	11.77	7^{17}	18^{18}	11.52	2.46
31.1	—1.0	2.5	—5.1	—	4	северо-западный, слабый	10.10	7^{21}	18^{24}	11.05	9.25

Для наблюдения за поведением гусей использовали зрительную трубу ЗРТ-459 и 8-кратный бинокль. Точки наблюдения располагали на небольших, до 2,5 м высоты, возвышенностях (буграх земли, ракушечных «гривках», веранде дома — полевого стационара), прилегающих к кормовым угодьям. Это позволяло иметь в поле зрения не только крайних в стае, но и находящихся в ее середине гусей. Благодаря этому избегались возможные ошибки из-за разницы в поведении пискулек в центре и на краю стаи.

Регистрировали следующие типы активности: а) длительные полеты, в которых участвовали все или значительная часть птиц (перелеты между кормовыми угодьями и местом водопоя и ночевки, в результате беспокойства хищными птицами, транспортом или людьми); б) кормовые перелеты, происходившие в пределах кормового участка на небольшие расстояния, в которых участвовали обычно от единиц до нескольких десятков птиц; в) наземные типы активности (кормодобывание, отдых, комфортные движения, настороженность, питье воды, социальные конфликты).

Продолжительность длительных полетов определяли по секундомеру, одновременно подсчитывая летящих птиц. Сумма произведений этих величин — количество «гусеминут», затрачиваемых на длительные полеты всеми птицами, а результат ее деления на общую численность птиц — затраты времени «средней» птицы.

Для учета наземных типов активности использовали метод, применявшийся Owen (1972) и Ebbinge et al. (1975). Подсчитывали подряд 100 птиц, специальными значками отмечая особей, занятых разными формами активности. Частота подсчета — 3—7 раз каждые 15 мин. Старались, чтобы в число учтенных вошли все птицы, доступные для наблюдения, что уменьшало возможную ошибку из-за разницы в поведении птиц в разных частях стаи (нередко в авангарде оказывались наиболее активно кормящиеся, а в арьергарде скапливались отдыхающие).

В промежутках между регистрациями наземных типов активности производили подсчет птиц, участвующих в кормовых перелетах. Их продолжительность определяли, подсчитывая среднее число птиц сначала в течение каждых 15 мин, а затем в течение всего кормового дня. Отношение этой величины к общей численности пискулек показывает, какую часть времени от общей продолжительности кормового дня за вычетом времени на длительные полеты «средняя» птица затрачивает на кормовые перелеты.

Определяя, какая часть птиц в среднем занята различными типами наземной активности сначала в течение 15-минутных отрезков, а затем в течение всего кормового дня (за вычетом времени на полеты), узнавали часть времени, затрачиваемого «средней» птицей на эти типы активности.

Из изложенного видно, что полученные данные характеризуют бюджет времени «средней» птицы, не учитывая индивидуальных отклонений.

Расчет суточного бюджета энергии *(DEB)*. Для пересчета бюджета времени в бюджет энергии в качестве основы использована система коэффициентов, разработанная В. Р. Дольником (1980) преимущественно для воробьиных птиц (табл. 2).

Таблица 2

Значения коэффициентов возрастания скорости затрат энергии на разные типы активности относительно уровня базального метаболизма (*BM*)

Тип ак	Коэффициент
Ночной отдых	1×*BM*
Дневной отдых	1.12×*BM*
Настороженность, комфортные движения, питье воды	1.3×*BM*
Кормовая активность с ходьбой	1.4×*BM*
Социальные конфликты	6.0×*BM*
Полет	12.0×*BM*
Взлет	16.0×*BM*

Приведенная в табл. 2 система коэффициентов учитывает специфичность поведения гусей, заключающуюся в способе питания, во время которого они совмещают два типа активности — собственно кормовую (склевывание зеленой травы) и ходьбу. В подобных случаях принято энергетические затраты рассчитывать по типу активности, требующему наибольших затрат, в нашем случае — по ходьбе.

Базальный метаболизм *BM* пискулек не измерен. Поэтому мы рассчитали его, исходя из массы их тела ($m=1458$ г, $n=3$) по уравнению Kendeigh et al., 1977:

$$BM,\ \text{кдж/птицу}\cdot\text{сут}=2{,}187\ m^{0{,}7347}$$

Ожидаемый *BM* пискулек равен 461,8 кдж/сут или 19,24 кдж/ч.

Затраты энергии на терморегуляцию рассчитали, исходя из массы тела, по уравнениям Kendeigh et al., 1977, описывающих зависимость энергии существования неворобьиных птиц от массы их тела:

$$30^\circ\ EM,\ \text{кдж/птицу}\cdot\text{сут}=6{,}09\ m^{0{,}6256}$$
$$0^\circ\ EM,\ \text{кдж/птицу}\cdot\text{сут}=17{,}733\ m^{0{,}5316}$$

Ожидаемая *EM* для пискулек равна при 30° 580,9 кдж/сут, при 0° 852,5 кдж/сут. При температурах среды (T_A) ниже 30°, затраты энергии на терморегуляцию равны

$$(852{,}5-580{,}9)/30^\circ=9{,}05\ (\text{кдж}/^\circ\text{C}\cdot\text{сут}).$$

Умножая эту величину на ($0^\circ-T_A$), вычисляли расход энергии на терморегуляцию при данной T_A.

Определение суточной порции экскретов. Для определения массы экскретов, выделяемых одной птицей в течение суток, узнавали:

1. *Утреннюю задержку дефекации.* Наблюдали за стаей пискулек в зрительную трубу после утреннего прилета в кормовые угодья и выясняли время от момента приземления до момента, когда было замечено выделение первого экскрета. Сделаны 3 замера, результат — 0,88±0,07 ч. Имеющиеся в литературе измерения на других видах

гусей дают близкие значения: белощекая казарка 0,95 ч (Ebbinge et al., 1975), домашний серый гусь около 1 ч (Dorozynska, 1962).

2. *Частоту дефекации.* Гуси выделяют экскреты в течение дня с одинаковой скоростью независимо от количества поедаемого корма (Dorozynska, 1962; Barton et al., 1979). Частоту дефекации измеряли по методу M. Owen (1971). Наблюдения за одной птицей вели в зрительную трубу. По секундомеру засекали время от начала наблюдения до выделения этой птицей экскрета. При достаточно большом числе наблюдений средний отрезок времени соответствует половине интервала между дефекациями, его удвоение дает полный интервал. За 7 дней (27 октября, 24 ноября, 30 декабря 1978 г., 28 января, 8, 12 и 13 февраля 1979 г.) получено 120 замеров ($M=3{,}36$ мин). Кроме того, в эти же дни определено 22 полных интервала ($M=3{,}30$ мин) между дефекациями (время полного интервала удается определить редко, так как птицы, перемещаясь часто закрывают друг друга). Среднее из этих двух значений использовали для расчета количества экскретов, выделяемых за кормовой день ($M=3{,}33$ мин). Частота дефекации, определенная у белолобых гусей и белощеких казарок (Owen, 1971; Ebbinge et al., 1975), имеет сходные значения — 3,5 мин.

3. *Ночную порцию помета.* Обычно пискульки в первое после прилета на ночевку время несколько раз перелетают, поэтому чаще находили кучки помета из 5—12 экскретов. 8 ноября 1979 г. удалось найти кучки помета, состоящего из 24—31 экскретов. Если бы по прилете на место ночевки стая была вспугнута или взлетела сама, то для второй посадки наверняка выбрала бы более открытое место, поэтому с большой долей вероятности можно считать, что птицы провели ночь спокойно. Среднее количество экскретов в кучке ($M=26$) приняли за ночную порцию помета. Белощекие казарки выделяют на ночевке примерно такое же количество экскретов ($M=24$, Ebbinge et al., 1975).

4. *Массу экскретов.* Определяли сухую массу одного экскрета из числа собранных в декабре 1979 г. ($n=10$) и январе 1980 г. ($n=57$). Она составила $0{,}60\pm0{,}01$ г. У белолобых гусей масса одного экскрета равна 0,735 г (Owen, 1972), а у белощеких казарок 0,66 г (Ebbinge et al., 1975).

Итак, было установлено:

Средний интервал между дефекациями	3,33 мин
Время пребывания в кормовых угодьях	10,51 ч
Число выделенных днем экскретов	174
Число выделенных ночью экскретов	26
Суточное число экскретов	200
Масса одного экскрета	0,60 г
Отсюда суточная порция сухого помета	120,0 г

Определение удельной калорийности пищи и экскретов. Образцы пищи и экскретов были собраны, высушены и калорийность их была любезно измерена С. Н. Постниковым путем сжигания в адиабатическом калориметре. Калорийность экскретов пискулек равна 14,57 кдж/г. Калорийность корма (листья ячменя и листья жесткого плевела) равна 19,13 кдж/г. Другие авторы приводят калорийность Lolium perenne 18,67 кдж/г (Ebbinge et al., 1975), калорийность травяной диеты 17,67 кдж/г (Owen, 1972), что очень близко к нашим результатам.

Влажность корма. По литературным данным, содержание сухого вещества в травяной диете 24—26%. Мы принимаем его равным 25%.

Коэффициент утилизации пищи (*MEC*). Литературные данные о *MEC* гусей собраны в табл. 3. *MEC* варьирует вокруг среднего значения 34%, которое принято в настоящей работе для расчета большой энергии (*GE*), содержащейся в съеденной пище, по энергии экскретов (*EE*): $GE=[EE/(100-MEC)]\cdot 100$.

Таблица 3

Коэффициенты утилизации пищи *MEC* гусями

Вид птиц	Условия содержания	Вид пищ	*MEC*	Источник
Домашний гусь	клеточное	травяная диета	33	Owen, 1972а
Домашний гусь	клеточное	Lolium sp.	34.6	Dorozynska, 1969
Anser anser	клеточное	Puccinellia sp.	32—40	Wijngaarden, 1970
Cereopsis novaehollandiae	клеточное	Medicago sativa	25.8	Marriott, Forbes, 1970
Branta leucopsis	клеточное	Lolium perenne	34	Ebbinge et al., 1975
Branta leucopsis	вольное	Lolium perenne	21.7	Ebbinge et al., 1975
Chen caerulescens	клеточное	корневища Scirpus americanus	28	Barton et al., 1979
Anser erythropus	вольное	листья ячменя и плевела	33.8	Наст. сб.

Результаты

Бюджет времени. В табл. 4 показаны результаты определения бюджета времени в течение 6 дней зимнего сезона 1978/1979 гг. Из них 5 дней гуси находились в зимнем состоянии, а один день (12 марта) относится к миграционному периоду. Однако миграция в этот день не начиналась и изменений суточной активности, характеризующих готовность птиц к миграции, не наблюдалось. Поэтому бюджет времени 12 марта также посчитали возможным объединить с другими для вычисления среднего *DTB*.

Таблица 4

Суточный бюджет времени пискулек в зимний период

Дата	По	В	Кормовая активность	Хо	Настороженность	Комфортные движения	Социальные конфликты	Питье воды	Дневной отдых	Ночной отдых
28.XII	0.39 1.6	0.02 0.1	8.07 33.6	0.11 0.5	0.23 1.0	0.24 1.0	0.01 0.1	0.07 0.3	0.83 3.4	14.03 58.5
12.II	1.05 4.4	0.04 0.2	7.15 29.8	0.14 0.6	0.27 1.1	0.43 1.8	0.02 0.1	0.12 0.5	1.22 5.0	13.56 56.5
18.II	0.48 2.0	0.02 0.1	9.10 37.9	0.10 0.4	0.42 1.8	0.28 1.1	0.02 0.1	0.06 0.2	0.42 1.8	13.10 54.6
26.II	0.63 2.6	0.03 0.1	9.99 41.6	0.10 0.4	0.59 2.5	0.20 0.8	0.02 0.1	0.05 0.2	0.12 0.5	12.27 51.2
28.II	0.43 1.8	0.02 0.1	9.55 39.8	0.10 0.4	0.48 2.0	0.48 2.0	0.02 0.1	0.06 0.2	0.26 1.1	12.60 52.5
12.III	0.48 2.0	0.02 0.1	9.44 39.3	0.12 0.5	0.57 2.4	0.30 1.2	0.03 0.1	0.08 0.3	0.94 3.9	12.02 50.2
В среднем	0.58 2.4	0.02 0.1	·8.88 37.0	0.11 0.5	0.43 1.8	0.32 1.3	0.02 0.1	0.07 0.3	0.64 2.6	12.93 53.9
Коэфф. вариации	41.4	40.0	12.0	18.2	34.9	34.4	30.0	42.8	67.2	6.0
31.1 (условия утреннего заморозка)	0.36 1.5	0.02 0.1	8.90 37.1	0.10 0.4	0.46 1.9	0.14 0.6	0.02 0.1	0.07 0.3	1.14 4.8	12.79 53.2

Примечание. Верхняя строка — затраты времени в часах, нижняя — в процентах к суточному бюджету.

Как видно из табл. 1, продолжительность пребывания пискулек в кормовых угодьях определяется длиной дня (коэффициент корреляции 0,95±0,16). Кромовая активность занимает большую часть этого времени. В суточном бюджете ее доля в среднем 37% или около 9 ч. Вариация по дням невелика (коэффициент вариации 12%).

С увеличением продолжительности дня продолжительность кормовой активности в целом имеет тенденцию к возрастанию, но наблюдаются и отклонения. Так, 12 февраля пискульки кормились почти на 1 ч меньше, чем в условиях самого короткого дня 28 декабря.

Полеты в среднем занимали 2,4% *DTB* или около получаса. Это один из наиболее вариабельных типов активности (коэффициент вариации 41,4%).

Изменчивость определяли (табл. 5): удаленность кормовых угодий от мест ночевки (перелет занимал от 3 до 8 мин), была ли необходимость вылета на водопой (в сырую погоду водопой не посещался), кормность угодий (на богатых кормом участках кормовые перелеты были минимальны), действие фактора беспокойства. Около 60% времени занимали обязательные полеты (перелеты на ночевку, водопой, кормовые). Тем не менее на общую длительность полетов наиболее сильно влияло беспокойство птиц. Если при небольшом беспокойстве пискульки летали 20—30 мин в день, то при сильном — вдвое больше обычного (1,05 ч).

Таблица 5

Факторы, влияющие на продолжительность полетов пискулек в зимний период

Дата	Обязательные перелеты, ми				Перелеты в результате беспокойств						Всего		
	на ночевку		корм вые		пернатыми хищниками	наземным транспортом	авиатранспортом	наблюдателем	лошадями	причина неизвестна			
28.XII	6.0	6.0	1.0	13.0 63.4	3.8	—	—	—	—	3.7	7.5 36.6	20.5 100	0.34
12.II	16.0	8.0	1.8	25.8 42.8	11.6	18.0	1.0	—	—	3.9	34.5 57.2	60.3 100	1.0
18.II	16.00	—	6.0	22.0 84.6	3.1	0.4	—	0.1	—	0.4	4.0 15.4	26.0 100	0.43
26.II	16.0	—	2.0	18.0 51.6	0.3	—	—	—	—	16.6	16.9 48.4	34.9 100	0.58
28.II	16.0	—	3.3	19.3 84.6	—	1.7	—	—	0.2	1.6	3.5 15.4	22.8 100	0.38
12.III	6 0	12.0	3.1	21.1 82.4	0.3	—	1.8	—	—	2.4	4.5 17.6	25.6 100	0.43
В среднем				19.9 62.8							11.8 37.2		0.53

Примечание. В верхней строке — продолжительность полетов в минутах, в нижней — в процентах к общему.

Каждый гусь в среднем летал 15 раз. При продолжительности взлета 6 сек на этот тип активности затрачивалось 0,02 ч или 0,1% *DTB*.

Ходьба, не связанная с кормодобыванием, регистрировалась в местах ночевки и водопоя. В суточном бюджете времени занимает всего 0,5% или 0,11 ч.

Настороженность. В позе настороженности птица стоит с вертикально вытянутой шеей. Этот тип активности занимает небольшую часть *DTB* (1,8% или 0,43 ч).

Одно из преимуществ стайного образа жизни — возможность сократить время на осмотр местности каждой птицей. Пискульки в мелких стаях отводят настороженности значительно больше времени. Мы наблюдали за державшейся отдельно семьей пискулек (две взрослые, одна молодая птица) в период утренней кормовой активности. При отсутствии каких-либо источников беспокойства в течение 10 мин одна из взрослых птиц была настороже в общей сложности 4,3 мин или, в среднем, 14,3% на одну птицу.

Значительная вариабельность (коэффициент вариации 34,9%) определяется воздействием ряда факторов, прежде всего, беспокойством и кормностью угодий. Обычно при обнаружении опасности перед взлетом и после посадки настораживается вся стая. Считают (Drent, Swierstra, 1977), что поза настороженности используется гусями и для обнаружения кормных участков по поведению других птиц. Так, 21 января наши пискульки при кормлении в условиях недостатка пищи и постепенном вследствие этого отлете птиц в первую половину дня отводили настороженности 3,5% учтенного времени, а после перемещения в богатые кормом участки — 1,8%.

Комфортным движениям (чистке оперения, клюва и т. п.) отводилось в среднем 0,32 ч или 1,3% *DTB*. Большая изменчивость (коэффициент вариации 34,4%) определяется преимущественно степенью влажности мест обитания.

В сухих кормовых угодьях в сухую погоду они чистят оперение 3—6 мин. Это время существенно возрастает при выпадении осадков. Так, 28 февраля под почти непрерывным моросящим дождем они чистили оперение 24 мин, 18 февраля при выпадении в утренние часы снега — 12 мин. Находясь на водопое пискульки затрачивали на «охорашивание» 12 мин из 30 и еще по 5 мин перед отлетом с ночевки и после возвращения. Во влажных кормовых угодьях затраты времени на чистку оперения выше, чем в сухих. Так, 21 января на залитых водой галофитах она составляла 3,8% учтенного времени, а после перемещения на сухие участки — 0,4%.

Социальные конфликты — небольшие стычки между гусями — занимали наименьшую часть *DTB* (0,02 ч или менее 0,1%). Определяемые внутривидовыми взаимоотношениями конфликты более частыми были весной.

Питье воды. На питье воды пискульки отводят 0,07 ч или 0,03% *DTB*.

Они пьют воду утром и вечером там же, где ночуют. В сухую погоду происходил, как правило, один вылет на водопой. Зимой 1978/1979 гг. в качестве водопоя они использовали небольшой мелководный водоем на побережье залива в устье Ивановского банка, через который пресная вода поступает в залив с пресноводных Акушинских разливов. Здесь они проводили около получаса, из которых собственно питье воды занимало 3 мин.

При выпадении осадков им бывает достаточно влаги, посупающей с кормом, и специальных вылетов на водопой не предпринимается (18, 26 и 28 февраля). Так как потребность в воде определяется очень изменчивым фактором (выпадением осадков), этот тип активности характеризуется большим значением вариабельности (коэффициент вариации 42,8%).

Дневной отдых. Дневному отдыху отводилось в среднем 2,6% времени или 0,64 ч. Этот тип активности характеризуется самой высокой вариабельностью (коэффициент вариации 62,7%).

Его продолжительность определяется, вероятно, соотношением других типов активности и, следовательно, находится под комплексным воздействием многих факторов. В середине зимовки 28 декабря дневному отдыху отводилось 0,8 ч, в конце зимовки (12 марта) 0,94 ч. При относительно плохой погоде 18, 26 и 28 февраля пискульки отдыхали значительно меньше — 0,12—0,42 ч. В условиях сильного беспокойства птиц 12 февраля отмечена самая большая продолжительность дневного отдыха (1,22 ч).

Ночной отдых. При самой большой длительности (12,93 ч или 53,9% бюджета) характеризуется наименьшей вариабельностью (коэффициент вариации 6,0%), так как определяется, в основном, влиянием периодического фактора — соотношением светлой и темной фазы суток.

Таким образом, наибольшие составляющие *DTB* ночной отдых и кормовая активность (соответственно 12,93 и 8,88 ч) — наименее вариабельные типы активности (коэффициенты вариации соответственно 6,0 и 12,0%). Типы активности, которым отводилось 0,3—0,6 ч (полеты, настороженность, комфортные движения, дневной отдых) характеризуются высокой изменчивостью (коэффициент вариации 34,4—67,2%). Типы активности, требующие наименьших затрат времени (0,02—0,11 ч), также имели высокую вариабельность (18,2—42,8%).

Отличным от других дней соотношением значимых в суточном бюджете времени типов активности (полет, кормовая активность, дневной отдых) выделяется день 12 февраля. В условиях сильного беспокойства (1,05 ч полетного времени) затраты на кормовую активность были существенно снижены (7,15 ч), а на дневной отдых увеличены (1,22 ч) по сравнению с другими днями. Это обстоятельство позволяет предположить, что полетное время, регулируемое внешними непериодическими факторами (источниками беспокойства) оказывает наибольшее влияние на распределение затрат времени по типам активности у пискулек.

31 января 1980 г. у пискулек наблюдались адаптивные поведенческие реакции на низкие T_A среднесуточная T_A —1,0°, абсолютный минимум —5,1°). Изменения поведения проявились в следующем: а) заметно более раннем перелете в кормовые угодья; б) замене кормовой активности в первые 1,5 часа на отдых (кормилось 30—60% птиц вместо обычных 94—97%); в) непродолжительном отдыхе в середине дня. В результате возникли следующие отличия от среднего бюджета времени: в полете пискульки провели меньше времени, а отдых в кормовых угодьях был продолжительнее, чем в среднем и в большинстве других дней.

Расчет суточного бюджета энергии. В табл. 6 приведен суточный бюджет энергии пискулек, рассчитанный на основе описанного бюджета времени, коэффициентов пересчета *DTB* в *DEB* и уравнений зависимости метаболизма птиц от m и T_A.

Произведение доли каждого типа активности в суточном бюджете времени на его энергетическую стоимость и на величину *BM* дает расход энергии на каждый тип активности. Сумма затрат энергии на все типы активности в течение суток — суточный бюджет энергии при условии отсутствия расходов на терморегуляцию (условная T_A 30°).

Анализ данных табл. 6 и их сравнение с бюджетом времени (табл. 4) показывает следующее. Ночной отдых, характеризующийся наименьшей энергетической стоимостью (коэффициент пересчета 1×*BM*), составляет в *DEB* значительно меньшую долю, чем в *DTB* (соответственно 37,2 и 53,9%). Снизилась, но в меньшей степени, доля участия затрат на дневной отдых (соответственно 2,0 и 2,6%) и кормовую активность (соответственно 35,8 и 37,0%).

Существенно не изменилась доля участия таких типов активности, как настороженность, комфортные движения, ходьба, питье воды (коэффициенты пересчета 1,3×*BM* и 1,4×*BM*).

В отличие от прочих типов активности, резко возросла доля участия в бюджете энергии активности с высокой энергетической стоимостью— полета (коэффициент пересчета 12×*BM*) и взлета (коэффициент пересчета 16×*BM*). В сумме они занимают в бюджете энергии 21,1%, тогда как в бюджете времени всего 2,5%.

Таким образом, в бюджете энергии основная часть затрат приходится на три типа активности — полет (в том числе взлет), кормовую и ночной отдых.

Практически все виды активности, затраты на которые невелики, характеризуются высокой изменчивостью во времени. Из видов активности с высокими энергетическими затратами наиболее устойчив ночной отдых (его продолжительность зависит только от соотношения светлой и темной фазы суток), кормовая активность имеет несколько меньшую устойчивость, а полет — один из наиболее вариабельных признаков. В силу высокой энергетической стоимости, изменение затрат времени на полет в наибольшей степени влияет на *DEB* по сравнению с другими типами активности.

Таблица 6

Суточный бюджет энергии пискулек в зимний период (при условной T_A 30°)

Дата	Полет + взлет	Кормовая активность	Ходьба	Настороженность	Комфортные движения	Социальные конфликты	Питье	Дневной отдых	Ночной отдых	Всего
28.XII	96.17 15.5	217.39 35.1	2.89 0.5	5.78 0.9	5.94 1.0	1.17 0.2	1.72 0.3	17.88 2.9	269.94 43.6	618.88 100
12.II	254.74 33.4	192.60 25.3	3.85 0.5	6.74 0.9	10.76 1.4	2.30 0.3	3.10 0..4	26.38 3.5	260.89 34.3	761.36 100
18.II	116.98 18.1	245.11 37.9	2.68 0.4	10.59 1.6	6.91 1.1	2.30 0.4	1.55 0.2	9.04 1.4	252.02 38.9	647.18 100
26.II	154.67 22.4	269.14 39.1	2.68 0.4	14.82 2.2	4.92 0.7	2.30 0.3	1.17 0.2	2.51 0.4	236.06 34.3	688.34 100
28.II	105.43 16.4	257.25 40.1	2.68 0.4	11.93 1.9	11.93 1.9	2.30 0.4	1.55 0.2	5.57 0.9	242.43 37.8	641.07 100
12.III	116.98 17.9	254.36 38.9	3.27 0.5	14.24 2.2	7.49 1.2	3.47 0.5	1.93 0.3	20.18 3.1	231.25 35.4	635.17 100
В среднем	140.81± ±24.20	239.33± ±11.72	3.01±0.17	10.68± ±1.58	8.25±1.13	2.30±0.29	1.84±0.25	13.60± ±3.81	248.75± ±6.07	668.33± ±20.78
31.1 (условия утреннего заморозка)	89.06 14.3	239.45 38.6	2.68 0.4	11.51 1.8	3.47 0.6	2.30 0.4	1.72 0.3	24.62 4.0	245.82 39.6	620.64 100

При В верхней строке — затраты энергии в килоджоу нижней — в процентах к суточному бюджету

Очевидно, что лимитировать удовлетворительный баланс энергии со средой могут лишь те типы активности, на которые приходится большая часть энергетических затрат. Из последних это не может относиться к затратам на ночной отдых, контролируемый, главным образом, постоянно действующим периодическим фактором и которые компенсируются в течение дня за счет избыточного запасания корма. Величина расхода энергии на кормодобывание, определяемая потребностями организма, также не может служить лимитирующим фактором. Учитывая сказанное о влиянии на *DEB* и степени вариабельности, более вероятной кажется зависимость удовлетворительного энергетического баланса от затрат на полеты. Из шести дней наблюдений пять пискульки летали около получаса (0,39—0,63 ч). В эти дни величина *DEB* составляла 619—688 кдж/сут. Из них на долю активностей производительных затрат приходилось 35—40%.

В отличие от прочих дней 12 февраля полет занимал вдвое больше времени — 1,05 ч, а бюджет энергии был значительно выше среднего — 761 кдж/сут. Доля активностей производительных затрат при этом снизилась и составляла 25,2%. Одновременно увеличилась продолжительность дневного отдыха. Таким образом, для снижения общих потерь энергии пискульки были вынуждены снизить затраты на кормовую активность, увеличив затраты энергии на дневной отдых — вид активности с низкой энергетической стоимостью. Невыгодность такого поведения очевидна, но у гусей, отводящих кормодобыванию большую часть светлого времени суток, по-видимому, другого способа экономить энергию нет.

Затрачивая на кормежку 239,5 кдж, пискульки получают 668 кдж энергии пищи, т. е. 2,7 кдж усвоенной энергии на 1 кдж работы. Это много ниже, чем у видов, питающихся более полно усвояемой пищей (Kendeigh et al., 1977).

В том случае, если дни, когда пискульки вынуждены летать больше обычного, редки, пониженное поступление энергии может быть компенсировано за счет резервных жировых запасов или некоторого усиления кормовой активности в последующие дни. Если же источники беспокойства действуют постоянно, то птицы все время будут находиться в состоянии отрицательного энергетического баланса, что заставит их покинуть данную местность.

По той же причине пискулькам невыгодны места обитания, в которых места ночевки, водопоя и кормовые угодья находятся на большом расстоянии. Наибольшее расстояние, на которое пискульки перелетают в заповеднике — 4—4,5 км. При увеличении этого расстояния в 2—2,5 раза удовлетворительный баланс энергии со средой будет сохраняться только при условии минимального беспокойства птиц, что мало вероятно даже в условиях заповедника.

DEB в условиях утреннего заморозка 31 января — ниже среднего бюджета и бюджета большинства других дней. Как указывалось, причина этого — небольшие затраты на полеты и продолжительный дневной отдых. Может быть сделан вывод, что в целом для поддержания энергетического баланса при среднесуточной температуре —1,0° дополнительная теплота, выделяемая при мышечной работе, не использовалась. Напротив, можно говорить даже об экономии затрат на мышечную работу. Однако с этой позиции, т. е. использования тепла мышечной работы, может быть объяснен ранний вылет пискулек в кормовые угодья при низкой $T_А$. Последовавший затем отдых оказался выгоднее потребления замороженного корма и расхода тепла на его согревание. Помимо этого, отдыхавшие птицы сидели на земле, уменьшая тем самым потери тепла через лапы. Таким образом, можно полагать, что наблюдавшиеся поведенческие реакции были адаптивны именно к условиям отрицательной $T_А$.

Выше приведен *DEB* для условия отсутствия расхода энергии на терморегуляцию (для большинства птиц такие условия соответствуют температуре среды 30°). Для определения затрат на терморегуляцию и *DEB* при реальной температуре $T_А$ (табл. 7) рассчитана температурная поправка (9,04 кдж/° С · сут).

Затраты на терморегуляцию составляют около 25% суточного бюджета энергии и соизмеримы с наиболее энергоемкими типами активности. Однако при $T_А$, не вызывающих стрессовых реакций, энергетическая стоимость затрат на терморегуляцию очень низка и составляет 0,5 *BM*.

Знание *DEB* пискулек позволяет рассчитать большую энергию, т. е. всю энергию, поступающую с кормом, а также суточную потребность в пище. Необходимые для расчетов дополнительные данные приведены в разделе «Методика».

При усвояемости корма 34% и *DEB* 892,2 кдж/сут большая энергия (*GE*) равна 892,2 34×100=2624 (кдж/сут). При калорийности корма 19,13 кдж/г потребность птиц в пище составляет 137,1 г сухого веса. При влажности корма 75% ежесуточно одна пискулька весом 1458 г для поддержания постоянного веса должна потреблять 548,4 г зе-

Таблица 7

Расходы энергии на терморегуляцию и суточный бюджет энергии при реальных температурах среды (T_A)

Дата	$DEB_{30°}$, кдж/сут	T_A	Затраты на терморегуляцию, кдж/сут	DEB T_A, кдж/сут
28.XII	618.88	5.7	219.78	838.7
12.II	761.36	7.4	209.41	965.8
18.II	647.18	0.5	266.80	914.0
26.II	688.34	3.8	236.94	925.3
28.II	641.07	4.4	231.54	872.6
12.III	635.17	9.7	183.60	836.8
В среднем	668.33	5.2	223.84±11.39	892.2±21.06
31.I.80 г. условия утреннего заморозка)	620.64	—1.0	280.36	901.0

лени злаков. Ожидаемая экскреторная энергия *EE* равна 2624—892,2= =1731,8 (кдж/сут).

Расчет энергетики по суточной порции помета. Суточная порция помета пискулек равна 120,0 г; их удельная калорийность 14,57 кдж/г; отсюда экскреторная энергия *EE* составляет 1748,5 кдж/сут. При *MEC*, равном 34%, *GE* составляет 2649 кдж/сут, что эквивалентно 138,4 г сухого корма, или 553,8 г зелени, а усвоенная энергия *ME* 2649—1748,5=900,5 (кдж/сут).

Сравнение методов. Два независимых метода (пересчет *DTB* в *DEB*) и расчет энергетики по суточной порции помета пискулек дали полное схождение результатов: *ME* (900,5 кдж/сут) и *DEB* (892,3 кдж/сут) не различаются в пределах статистической ошибки. Это показывает, что коэффициенты пересчета *DTB* в *DEB*, использованные в данной работе, полностью пригодны для оценки *DEB* у гусей.

Имея два независимых метода, дающих сходные результаты, мы получили возможность, во-первых, совместить их, а во-вторых, избавиться от единственного показателя, принятого нами на основе литературных данных — *MEC*. Мы можем теперь рассчитать *GE*, исходя из прямых измерений *DEB* и *EE*:

$$GE = DEB + EE = 892{,}3 + 1748{,}5 = 2640{,}8 \text{ (кдж/сут)}$$

2640,8 кдж/сут эквивалентно 138,0 г сухой пищи, или 552 г зелени злаков.

Мы имеем теперь возможность рассчитать также *MEC* пискулек: $MEC = DEB/GE = 892{,}3 : 2640{,}8 = 0{,}338$, или 33,8%. Это значение соответствует тому, что известно для других видов гусей (табл. 3).

Полученное значение *DEB* пискулек интересно сравнить с энергией существования (*EM*) птиц такого размера, предсказываемой уравнениями Kendeigh et al., 1977 (см. раздел «Методика») для массы тела 1458 г и T_A 5,2° Уравнения дают *EM*, равную 801,4 кдж/сут — всего на 11% ниже полученной нами величины, что находится в пределах перекрытия статистических ошибок, но может рассматриваться и как дополнительные затраты энергии в условиях свободной жизни.

Уравнение Кинга (King, 1974), полученное по уже существующим данным о *DEB* диких птиц (*DEB*, кдж/сут$=10{,}19\ m^{0{,}7052}$) предсказывает для пискулек *DEB*, равный 1737,2 кдж/сут — почти в 2 раза выше. Более позднее уравнение (Дольник, Кинжевская, 1980), рассчитанное по большему числу данных о *DEB* свободноживущих птиц (*DEB*,

кдж/сут=12,06 $m^{0,63}$) предсказывает для пискулек *DEB*, равный 1187,0 кдж/сут, на 33% выше измеренного. Очевидно, что последние два уравнения, включающие данные о размножающихся птицах и игнорирующие различия в T_A, менее пригодны для конкретного случая (пискульки на зимовке).

Сравнение с *DEB* гусей других видов. На зимовках в Нидерландах измеряли энергетику белощеких казарок Branta leucopsis, $m=1550$ г (Ebbinge et al., 1975). Для того, чтобы сравнить энергетику этого вида и пискулек, имеющих разную массу тела, пересчитаем их на стандартную массу тела 1458 г с учетом того, что *DEB, GE, EE* и *ME* зависят от массы тела пропорционально $m^{0,67}$.

Отметим, что *DEB* в табл. 8 рассчитан нами отличным от авторов способом. Если авторы определяли бюджет энергии, зная *GE* и *MEC*, то мы рассчитывали *DEB*, исходя из разницы между большой и экскреторной энергиями.

Таблица 8

Сравнение энергетики двух видов гусей при стандартной массе тела 1458 г

Показатели, размерности	Anser[1] erythropus	Branta[2] leucopsis
Суточная порция помета, г	120.0	101.4
Калорийность помета, кдж/г	14.57	18.34
Экскреторная энергия, кдж/сут	1748.5	1859.0
Коэффициент усвоения пищи, %	33.8	34
Суточный бюджет энергии, кдж/сут	2640.7	2819.5
Калорийность корма, кдж/г	19.13	18.67
Суточная потребность в сухой пище, г	138.0	151.3

Примечание. [1] — наши данные; [2] — данные Ebbinge et al. 1975, пересчитаны на массу тела пискулек.

Сравнение наших данных по пискулькам с результатами, полученными для белощеких казарок, показывает их очень большое сходство. Различия не выходят за пределы перекрытия статистических ошибок.

Выводы

1. Измеряли энергетические показатели у зимующих на юго-западном берегу Каспийского моря пискулек Anser erythropus двумя методами: по бюджету времени и по калорийности пищи, экскретов и суточной порции помета. Методы дали полное схождение результатов.

2. Суточная потребность пискулек в пище составляет 552 г зелени злаков, что равно 138,0 г сухой пищи, содержащей 2640,8 кдж. Суточная порция помета (120,0 г) содержит 1748,5 кдж. Коэффициент утилизации пищи 33,8%.

3. Суточный бюджет энергии пискулек составляет 892,2 кдж при температуре среды 5° Из главных составляющих бюджет (расход энергии на сон, кормежку, терморегуляцию и полет) наиболее вариабельна последняя. При увеличении времени полетов пискульки, сохраняя бюджет энергии, вынуждены сокращать кормежку. Это показывает, что пискульки, как и другие гуси (Owens, 1977), очень чувствительны к фактору беспокойства вследствие длительности времени, необходимого для питания пищей с низким коэффициентом усвоения.

4. Суточный расход энергии у пискулек оказался очень сходным с таковым, измеренным у белощекой казарки, и на 11% выше энергии существования, предсказываемой уравнениями Kendeigh et al., (1977), исходя из массы тела и температуры среды.

ЛИТЕРАТУРА

Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология. 1980, вып. 15. М., изд МГУ, с. 63—74.

Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (Apus apus) и ласточек (Delichon urbica, Hirundo rustica). — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1841—1851.

Barton B. A., Hudson R. J. Bragg D. D. Efficiency of utilization of bulrush rhizomes by lesser snow goose. J. Wildlife Manage, 1979, v. 43, N 3; p. 728—735.

Dorozynska N. Food intake and defaecation in the goose Anser anser. — Acta Biologiae Experimentalis. 1962, v. 22; p. 227—240.

Dorozynska N. The part played by water in the nutrition of the Domestic goose Anser anser fed on green plants. — Zoologica Poloniae, 1969, v. 19; p. 167—185.

Drent R., Swierstra P. Goose flocks and food finding: field experiments with Barnacle Geese in winter. — Wildfowl, 1977, v. 28, p. 15—20.

Ebbinge P., Canters K., Drent R. Foraging routines and estimated daily food intake in Barnacle Geese wintering in the northern Netherlands. — Wildfowl, 1975, v. 26, p. 5—19.

Kendeigh S. Ch., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. — In: J. Pinowsky, S. Ch. Kendeigh eds. Granivorous birds in ecosystems. IBP, 1977, v. 12, Cambridge Univ. Press, p. 127—204.

King J. R. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. — In: R. A. Paynter ed. Avian energetics, Publication of the Nuttall Ornithological Club, 1974, N 15, Cambridge — Massachusetts, p. 4—85.

Marriott R. W., Forbes D. K. The digestion of Lucerne chaff by cape Barren Geese, Cereopsis novahollandiae Latham. — Austr. J. Zool., 1970, v. 18, p. 257—267.

Owen M. The selection of feeding site by white — fronted geese in winter. — J. appl. Ecol., 1971, v. 8, N 3, p. 905—917.

Owen M. Some factors affecting food intake and selection in whitefronted geese. — J. Anim. Ecol., 1972, v. 41, N 1, p. 79—92.

Owens N. W Responses of wintering Brent geese to human disturbance. — Wildfowl, 1977, v. 28, p. 5—14.

Utter J. M., LeFebvre E. A. Daily energy expenditure of Purple Martins (Progne subis) during the breeding season: estimates using D_2O^{18} and time budget methods. — Ecology, 1973, v. 54, p. 517—604.

Van Winjgaarden A. Primary and secondary production of some vegetation types in pastured and unpastured salt marches (Nature Reserve «De Boschplact Isle of Terschelling»). In: Netherlands IBP Progress Report 1968—69. Amsterdam, 1970. Kon. Akad. Wetesch.

T. D. Vorobeva

DAILY TIME AND ENERGY BUDGETS OF LESSER WHITE-FRONTED GOOSE, ANSER ERYTHROPUS, WINTERING AT SOUTH-WESTERN COAST OF THE CASPIAN SEA

ABSTRACT. — 1. Time budget of free-living lesser white-fronted goose (table 4) were converted into daily energy budgets (table 6) by Dolnik (1980) conversion coefficients. Mean DEB was 892,3 kJ/day.

2. A goose produce 200 faecal pellets per day (total dry mass 120 g and mean excretory energy 1748,5 kJ/day). Metabolic efficiency coefficient of grass was 0,338.

3. According to excretory energy and *MEC* gross energy intake was 2640 kJ/day (or 138 g dry grass, or 552 g wet grass) and *DEB* is 900,5 kJ/day, very close to estimated by time budget and calculated from Kendeigh et al. (1977) equation (801,4 kJ/day) for a nonpasserine bird with lesser white fronted goose body mass (1458 g) under ambient temperature 5° C.

Т. Д. Воробьева

СУТОЧНЫЕ БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ СТРЕПЕТОВ OTIS TETRAX, ЗИМУЮЩИХ НА ЮГО-ЗАПАДНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Стрепет Otis tetrax относится к малоизученным видам птиц, что объясняется и трудностью наблюдения за ними, и их редкостью. В частности, отсутствуют сведения о его потребности в пище и энергии в естественной обстановке.

В Кызыл-Агачском заповеднике (юго-запад Каспийского моря), на территории которого выполнялась эта работа, стрепеты — многочисленный зимующий вид, обитающий в полупустыне (эфемерово-полынная и кермеково-злаковая ассоциация). Однако здесь они труднодоступны для наблюдения, и мы проводили наблюдения в дни посещения стрепетами угодий, улучшенных посевами ячменя, и участков, обработанных дискованием и выжиганием.

В зимний период стрепеты кормятся зелеными частями трав. На кормовых полях, судя по анализу поедей, они предпочитали (в порядке убывания) перечник крупковидный, Lepidium draba L., гулявник Лезеля, Sisymbrium Loeselii L., скерду мелкоцветковую, Crepis parviflora Dsf., морковь дикую, Daucus carota L., злаки (в том числе озимый ячмень) и другие растения.

Материал и методика

На зимовке стрепеты ведут стайный образ жизни. Размер стай — от нескольких сотен до 1—2 тыс. птиц. 1 февраля 1980 г мы хронометрировали дневную активность стрепетов, наблюдая за стаей из 250 птиц, которая около 16 ч объединилась с другими стаями в скопление из 6000 птиц. 4 февраля наблюдения вели за этим скоплением. Так как утром стая была на том же месте, где окончила накануне вечернюю активность, мы принимаем, что в течение ночи птиц не беспокоили и они не летали.

Для определения суточного бюджета времени *DTB* был применен метод, проверенный ранее на пискульках (см. другую нашу статью в настоящем сборнике). Суть метода состоит в том, что 3—7 раз в течение каждых 15 мин подсчитывали подряд 100 птиц, отмечая для них значками тип активности, в которой они находились. По числу птиц, находившихся в каждой форме активности одновременно, рассчитывали долю времени, которую занимает каждая активность. Продолжительность полетов определяли по секундомеру, и сумму времени, проведенного стрепетами в полете, делили на общее число птиц. Регистрировавшиеся формы активности приведены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Типы активности и коэффициенты пересчета бюджета времени в бюджет энергии

Тип активности	Коэффициент
Ночной отдых	1.0×*BM*
Дневной отдых, затаивание	1.12×*BM*
Настороженность, оглядывание, комфортные движения, кормодобывание	1.3×*BM*
Ходьба	1.6×*BM*
Социальные конфликты	6.0×*BM*
Полет	12.0×*BM*
Взлет	16.0×*BM*

Для пересчета бюджета времени «усредненного» стрепета в суточный бюджет энергии *DEB* использованы коэффициенты, разработанные В. Р. Дольником (1980). Коэффициенты показывают, во сколько раз расход энергии при данном типе активности выше, чем минимальный расход ее при базальном метаболизме *BM* (табл. 1).

Величина *BM* у стрепетов неизвестна. Мы вычислили ее, исходя из массы их

тела (884 г, $n=2$) и уравнения зависимости *ВМ* у неворобьиных птиц от массы (m) их тела (Kendeigh et al., 1977):

$$BM,\ \text{кдж/птицу} \cdot \text{сут} = 2{,}187\ m^{0{,}7347}$$

Ожидаемая величина *ВМ* у птиц размером со стрепета, 319,5 кдж/птицу·сут (9,98 кдж/птицу·ч). Умножая число часов, проведенных при данном типе активности (табл. 2) на соответствующий коэффициент и на 9,98 кдж/ч, получали затраты энергии на данный тип активности. Сумма этих затрат дает величину *DEB*, в которой не

Таблица 2

Суточный бюджет времени стрепетов в зимний период[1,2]

Типы активности	Дни	
	1.II	4. II
Длина дня, ч	10.1	10.2
Начало активности	7^{30}	7^{45}
Конец активности	18^{30}	18^{45}
Продолжительность активного периода, ч	11.0	11.0
Полет	0.24 1.0	0.40 1.7
Взлет	0.01 0.1	0.02 0.1
Кормодобывание	7.65 31.9	8.04 33.5
Ходьба	1.13 4.7	1.52 6.3
Оглядывание	0.31 1.3	0.27 1.1
Настороженность	0.10 0.4	0.19 0.8
Социальные конфликты	0.03 0.1	0.02 0.1
Комфортные движения	0.26 1.1	0.45 1.9
Затаивание	0.02 0.1	0.06 0.2
Дневной отдых	1.25 5.2	0.03 0.1
Ночной отдых	13.00 54.2	13.00 54.2

Примечание. [1] — длина светового дня 10.1 ч; начало активности в 7 ч 30 мин (1.II) и 7 ч. 45 мин (4.II), окончание—в 18 ч 30 мин и 18 ч 45 мин; [2] — верхняя строка — затраты времени в часах, нижняя — в процентах к суточному бюджету.

учтены затраты на терморегуляцию (табл. 3). Последние были вычислены, исходя из среднесуточной температуры среды (T_A) — 0,2° (1 февраля) и 4,5° (4 февраля), массы тела и уравнений зависимости энергии существования (*ЕМ*) неворобьиных птиц зимой от массы их тела при T_A 30° и 0° (Kendeigh, et al., 1977):

$$30^\circ\ EM,\ \text{кдж/птицу} \cdot \text{сут} = 6{,}09\ m^{0{,}625}$$
$$0^\circ\ EM,\ \text{кдж/птицу} \cdot \text{сут} = 17{,}73\ m^{0{,}5316}$$

ЕМ птиц размером со стрепета по этим уравнениям составляет 424,7 кдж/сут при 30° и 653,3 кдж/сут при 0°; отсюда температурная поправка (теплопроводность) равна 7,62 кдж/°С·сут. Умножив температурную поправку на разности температур между T_A и условной температурой 30°, получаем, что ожидаемые затраты на терморегуляцию составляют 230,1 кдж/сут 1 февраля и 194,3 кдж/сут 4 февраля. Эти

затраты прибавлены к соответствующим *DEB*, вычисленным без учета энергии терморегуляции.

Данные о T_A получены на метеостанции Нефтечала и дополнены собственными наблюдениями метеоусловий. 1 февраля 1980 г. отрицательные температуры воздуха

Таблица 3

Суточный бюджет энергии стрепетов в зимний период

Типы активности	Дни	
	1.II	4.II
Полет+взлет	40.45 10.0	70.26 16.2
Кормодобывание	132.31 32.9	139.13 32.1
Ходьба	24.58 6.0	32.20 7.4
Оглядывание	5.32 1.3	4.56 1.1
Настороженность	1.72 0.4	3.31 0.8
Социальные конфликты	2.39 0.6	1.93 0.4
Комфортные движения	4.52 1.1	7.87 1.8
Затаивание	0.25 0.1	0.71 0.2
Дневной отдых	18.63 4.6	0.33 0.1
Ночной отдых	173.05 43.0	173.13 39.9
Всего:	402.72 100.0	433.43 100.0

Примечание. Верхняя строка — затраты энергии в килоджоулях, нижняя — в процентах к суточному бюджету.

(T_A) были в ночные часы и утром до 9 ч; абсолютный минимум T_A — 5,6° около 6 ч утра; дневной максимум T_A был 6,9°; среднесуточная T_A — 0,2° Растительность утром покрывал густой иней, таявший к 10 ч. В течение дня была переменная облачность (5—10 баллов), слабый северо-западный ветер. 4 февраля 1980 г. минимальная T_A 1,3°, максимальная T_A 6,4°, среднесуточная T_A 4,5° В течение дня небольшая (до 3 баллов) облачность, штиль.

Результаты и обсуждение

Суточная активность. Активность стрепетов начинается за полчаса до восхода солнца, когда первые птицы начинают перебегать с места на место и поклевывать траву. Прекращается она в сумерках, при освещении, не позволяющем различать отдельных птиц. Для ночлега стрепеты выбирают центры открытых участков, подходя туда пешком или приземляясь после полета. Стрепеты были активны в течение 11 ч при продолжительности светового для немногим более 10 ч (табл. 2). Большую часть этого времени они отводили кормовой активности, имевшей два пика — утренний и вечерний. В середине дня кормовая активность снижалась, птицы чаще отдыхали. В это время возрастали затраты времени на уход за оперением и другие комфортные движения, причем последнему типу активности отводилось больше времени, чем отдыху. Так, 4 февраля стрепеты снижали кормовую активность в период с 11 ч 30 мин до 14 ч 30 мин, отводя 0,2% времени отдыху и 12,2% — комфортным движениям. В другие дни продолжительность этих типов активности могла быть большей. Например, 29 января (наблюдения с 7 ч 40 мин до 13 ч) между 9 ч 15 мин и 11 ч 45 мин отдыху отводилось 8,0%, а комфортным движениям — 45,2% времени. В условиях утреннего заморозка 1 февраля суточная активность была иной: в течение

двух утренних часов птицы оставались малоподвижными, а в середине дня не отдыхали и очень мало чистили оперение.

Начиная с 4 февраля в утренние часы у некоторых самцов отмечался один из элементов токового поведения, а именно прыжки-подлеты (Голованова, 1974) на высоту 0,5—0,7 м, иногда с поворотом на 180° Наиболее активно (одновременно 4—5 самцов) стрепеты прыгали с 8 ч 15 мин до 8 ч 40 мин, делая до 4 прыжков подряд. Позднее замечали лишь отдельные прыжки. В последующие дни стрепеты прыгали активнее. Так, 5 февраля в стае из 4 тысяч птиц одновременно прыгали 43—53 самца. Так как этот тип активности проявлялся у очень небольшой группы птиц, они не попадали в число регистрируемых.

Суточный бюджет времени. Анализ суточного бюджета времени и распределения затрат времени на разные типы активности (табл. 2) показывает следующее.

Полет. В полете стрепеты проводили 0,24—0,40 ч (1,0—1,7% суток). Так как стрепеты ночуют в кормовых угодьях и довольствуются влагой, поступающей с кормом, у них отсутствуют обязательные перелеты на ночлег и водопой, поэтому большинство наблюдавшихся перелетов связаны с действием фактора беспокойства. 4 февраля распределение времени на полеты было следующим: вспугивание хищными птицами — 18,6 мин, вспугивание транспортом — 0,5 мин, вспугивание буйволами — менее 0,1 мин, произвольные полеты — 4,8 мин, кормовые перелеты — 0,1 мин. Из хищных птиц стрепетов беспокоили 4 орлана-белохвоста, сапсан, болотный лунь и орел-могильник: в двух случаях нападения последнего были успешными.

В среднем каждый стрепет летал 9 раз 1 февраля и 17 раз 4 февраля. При длительности взлета 5 сек на этот тип активности затрачивалось 0,01—0,02 ч.

Кормовая активность. Хотя стрепеты, как и гуси, кормятся зеленой травой, но кормодобывание и ходьба у них разобщены и учитывались отдельно. На собственно кормодобывание (склевывание зеленой травы) они затрачивали 7,65—8,04 ч или 31,9—33,5% *DTB*, а на ходьбу (перебежку между кормовыми растениями) — 1,13—1,52 ч или 4,7—6,3% *DTB*. Характерно, что у предпочитаемых растений стрепеты полностью выедали все зеленые части, тогда как гуси отщипывали кусочки листьев на определенной высоте, уменьшающейся в течение зимнего сезона. В сумме на кормовую активность затрачивалось 8,78—9,56 ч или 36,6—39,8% *DTB*.

Оглядывание. У стрепетов отсутствует такая профилактическая мера обнаружения опасности, как состояние настороженности, когда птица стоит, вертикально вытянув шею и осматривает местность. Обычно стрепеты приподнимали голову, быстро оглядывались и продолжали прерванное занятие. Этот тип активности регистрировали как оглядывание. Он занимал 0,27—0,31 ч или 1,1—1,3% *DTB*.

Настороженность. Стрепеты проявляли ее при обнаружении реальной опасности (лисиц, пробегавших через стаю или в 300 м от нее, пешего человека или транспорт в 500—700 м, буйволов в нескольких десятках метров, низко пролетающих луней и серых ворон). В *DTB* доля настороженности очень невелика (0,10—0,19 ч или 0,4—0,8%).

Затаивание В ряде случаев при обнаружении опасности стрепеты затаивались (затаивание вызывали: пролетающая с карканьем серая ворона, орлы, орланы, зимняк, подходившая к ним по земле серая ворона, буйволы в нескольких десятках метрах, пеший человек в 500—700 м, отлет совместно кормившихся пискулек). При этом они принимали позу, характерную и для отдыхающих птиц: стояли неподвижно, с головой, втянутой в плечи. После прекращения действия фактора беспокойства птицы энергично разминались, потягивались, встряхивали и чистили оперение и т. п. На затаивание затрачивалось 0,02—0.06 ч или 0,1—0,2% *DTB*.

Комфортным движениям — уходу за оперением, потягиваниям, встряхиванию и т. п. — отводилось 0,26—0,45 ч или 1,1—1,9% *DTB*.

Социальные конфликты — небольшие стычки между стрепетами — были довольно редки и занимали 0,02—0,03 или 0,1% *DTB*.

Дневной отдых. Его продолжительность различалась более других типов активности. Если в условиях утреннего заморозка 1 февраля они отдыхали 1,25 ч, то 4 февраля практически не отдыхали.

Ночной отдых — самый продолжительный тип активности (13,0 ч или 54,2% *DTB*). Важно заметить, что, ночуя в наземных угодьях, стрепеты подвергаются опасности нападения со стороны четвероногих хищников — шакалов и лисиц. Численность последних в полупустыне заповедника особенно высока — 6—7 особей на 1000 га (Литвинов, 1979). В районе работ зимой 1976/1977 гг. при выпадении снега мы учитывали с десятиметровой наблюдательной вышки одновременно до 12 лисиц.

При упоминавшихся различиях в распределении затрат времени на разные типы активности в рассматриваемые дни, общими для них будут следующие моменты.

1. Большая часть дня отводится кормовой активности. По-видимому, стрепеты, как и гуси, утилизируют около 30% энергии травяной диеты.

2. Десятые доли часа занимают такие типы активности, как полет, оглядывание, настороженность, комфортные движения.

3. Наименьшие затраты времени (сотые доли часа) приходятся на затаивание и социальные конфликты.

Суточный бюджет энергии. В табл. 3 приведен расчет бюджета энергии стрепетов в рассматриваемые два дня. Как видно из таблицы, из-за различной энергетической стоимости, доли участия типов активности в суточном бюджете энергии несколько отличаются от долей участия в суточном бюджете времени: участие ночного отдыха снизилось на 10%, дневного отдыха — на десятые доли процента, затаивания, комфортных движений, оглядывания — практически не изменилось, социальных конфликтов — увеличилось на десятые доли процента, кормовой активности (кормодобывания и ходьбы в сумме) — на несколько процентов, полета (в том числе взлета) — на 10%.

Большая часть энергии, как и времени, расходовалась при ночном отдыхе и кормовой активности. Из прочих типов активности выделяются затраты на полет.

DEB в условиях утреннего заморозка 1 февраля был несколько ниже, чем 4 февраля, главным образом за счет меньших затрат на полет и кормовую активность при более длительном отдыхе.

Прибавив рассчитанные выше затраты энергии на терморегуляцию, получаем суточный бюджет энергии стрепетов при соответствующих T_A (табл. 4).

Таблица 4

Расход энергии на активности, терморегуляцию и *DEB* стрепетов

Даты	$DEB_{30°}$, кдж/сут	T_A	Затраты на терморегуляцию, кдж/сут	DEB_{T_A} кдж/сут.
1.II	402.72	—0.2	230.1	632.82
4.II	433.43	4.5	194.3	627.73

Количество энергии, которое в среднем расходуется птицей весом 884 г на поддержание существования в условиях клетки (*EM*), может быть рассчитано по приведенным выше уравнениям (Kendeigh et al., 1977): при T_A 4,5° *EM* составляет 619,00 кдж/сут, а при T_A —0,2° 654,80 кдж/сут. Таким образом, при этих температурах среды *DEB* стрепетов лишь ненамного (на 1,4%) превышает расход энергии у клеточных птиц. При отрицательных среднесуточных температурах *DEB* оказался даже ниже *EM* на 3,4%.

Как можно заключить из рассмотрения суточных бюджетов времени и энергии стрепетов, уровень расхода энергии 4 февраля должен считаться одним из самых высоких для этого вида птиц (небольшая продолжительность дневного отдыха, сильное действие фактора беспокойства), поэтому естественно предположить, что обычно расходы энергии стрепетов несколько ниже этого уровня.

В обычных условиях стрепеты экономят энергию за счет отсутствия у них обязательных перелетов на ночлег и водопой. Сэкономленная в течение дня энергия может быть использована для обеспечения большей безопасности в ночной, критический для этих птиц период. Как уже говорилось, стрепеты ночуют в наземных угодьях, где могут страдать от нападения хищных млекопитающих. Очень часто у стрепетов в вечерние часы наблюдаются длительные полеты. Так, 4 февраля без видимой причины после захода солнца стрепеты, разбившись на отдельные стаи, летали от 1 до 9 мин; 28 января вечером вспугнутые автомашиной 600 стрепетов летали в течение 27 мин. Полеты эти настолько регулярны, что могут быть использованы для наиболее точного подсчета числа птиц, обитающих на данной территории. Вполне возможно допустить, что столь длительные полеты преследуют цель оказаться незамеченными на месте ночлега. Во всяком случае, человеку потерять из

вида летающую в сумерках стаю стрепетов очень легко. Помимо этого, сэкономленная днем энергия может быть использована и на полеты в ночной период в случае беспокойства.

Выводы

Основываясь на бюджете времени стрепетов, зимующих в заповеднике на юго-западном побережье Каспийского моря, рассчитали суточный бюджет энергии этих птиц. Полученная величина (630 кдж/сут) точно совпала с величиной энергии существования (637,3 кдж/сут), предсказываемой, исходя из массы тела птиц и температуры среды уравнениями Kendeigh et al., 1977. Совпадение указывает, во-первых, на одинаковую величину затрат энергии у этого вида зимой в природе и клетке, а во-вторых, на применимость для этих птиц использованных коэффициентов пересчета бюджета времени в бюджет энергии.

ЛИТЕРАТУРА

Голованова Э. Н. Некоторые данные по биологии стрепета. — Орнитология, 1974, вып. 11, изд. МГУ, М., с. 367—369.

Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология, 1980, вып. 15, изд. МГУ, М., с. 63—74.

Литвинов В. П. Численность и питание лисицы в Кызыл-Агачском заповеднике. — Тезисы докладов научной сессии к 50 лет Кызыл-Агачскому заповеднику. Ленкорань, 1979, с. 31—32.

Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. In: J. Pinowski, S. C. Kendeigh eds. «Granivorous birds in ecosystems». IBP, 1977, 12, Cambridge University Press, p. 127—204.

T. D. Vorobeva

DAILY TIME AND ENERGY BUDGETS OF LITTLE BUSTARD, OTIS TETRAX, WINTERING AT SOUTH-WESTERN COAST OF THE CASPIAN SEA

ABSTRACT. — 1. Time budget of little bustard (table 2) was converted into energy budget (table 3 and 4) by Dolnik (1980) coefficients (table 1). According to this calculation DEB at ambient temperature 2° is 630 kJ/day.

2. This value of DEB is very close to value 637 kJ/day as predicted by Kendeigh et al. (1977) equation for a wintering nonpasserine birds with body mass of little bustard (884 g).

3. The foraging time spent 9,2 hours in this herbivorous birds, and the cost/benefit ratio of feeding is 3,8.

Т. А. Ильина, Л. В. Федорянская

БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ У САМЦА И САМКИ ЗЯБЛИКА FRINGILLA C. COELEBS В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

Цель настоящей работы — анализ бюджетов времени и энергии свободноживущих зябликов на всех этапах периода размножения.

Материал и методика

Работа проведена на Куршской косе Балтийского моря в 1975—1977 гг. Изучалось поведение зябликов на гнездовом участке и за его пределами. Наблюдения на гнездовой территории зябликов, помеченных цветными кольцами, вели из шалашей-

засидок, установленных предварительно. Конструкция шалаша, сделанного по типу раскладного зонта на четырех стойках, позволяла наблюдателю в случае необходимости медленно перемещаться по территории, не вызывая беспокойства у птиц. Время, затраченное на различные формы поведения, отмечали при помощи секундомера. По данным хронометража составляли суточный бюджет времени. Наблюдения в различные фазы гнездового периода проведены на следующем количестве участков:

гнездостроение — 2 наблюдаемые пары, 32 ч наблюдений,
откладка яиц — 4 наблюдаемые пары, 162 ч наблюдений,
насиживание — 11 наблюдаемых пар, 266 ч наблюдений,
выкармливание птенцов — 11 наблюдаемых пар, 648 ч наблюдений.

Для изучения перемещений и поведения зябликов за пределами гнездового участка, а также для изучения поведения в предгнездовой период вели маршрутные наблюдения, а также стационарные из укрытий на водопоях и в местах концентрации птиц. Во время маршрутных наблюдений в ранневесенний период зарегистрировано 173 встречи меченых самцов. Бюджет времени по результатам маршрутных наблюдений составляли сначала в долях времени от светлой части суток. Часть встреченных на маршруте особей с одинаковым поведением (например, во время агрессивного конфликта) приравнивалось к части времени, затраченного модельной особью на данную форму поведения.

Бюджет энергии рассчитан следующим образом. Данные о затратах времени в часах за сутки на каждую форму активности умножены на коэффициент превышения расхода энергии при этой активности над уровнем *BM* и на расход энергии зябликами при *BM* (Дольник, 1980). При сложении полученных величин за целые сутки мы получили суточные энергетические затраты зяблика при условной температуре среды 30° С (термонейтральная зона).. Чтобы отделить затраты энергии взрослыми птицами на себя (энергия существования в природе) от затрат на размножение (продуктивная энергия), применен следующий прием расчета. Бюджет времени разделен на продуктивную и непродуктивную (т. е. расходуемую на себя) части. Затраты энергии вычислены раздельно описанным выше способом. Затем разность между 24 ч и временем, затраченным на себя (эта разность есть время, затраченное на продуктивную активность) умножена на 1,0 *BM*. Полученная величина — та энергия, которая расходуется на себя во время продуктивной активности. Она вычитается из бюджета продуктивной энергии (остаток — чистая продуктивная энергия) и прибавляется к энергетическому бюджету непродуктивных активностей (сумма — энергия существования *EM*). Затраты на терморегуляцию рассчитывали умножением теплопроводности зябликов в гнездовой период (1,38 кдж/сут°С) на (30° — T_A), где T_A — температура окружающей среды. Прибавляя их к *DEB* при 30°, получаем *DEB* при данной T_A. В *DEB* самки на некоторых фазах входят затраты на синтез яиц, а также на инкубацию и обогрев птенцов.

В основу расчета продуктивной энергии синтеза яиц была положена модель Кинга (King, 1973), согласно которой при наложении во времени синтезов последовательных яиц ежедневные затраты энергии на синтез яиц возрастают в течение 5 суток перед откладкой первого яйца от незначительного уровня до уровня, равного содержанию энергии в одном яйце. Максимум достигается за сутки до откладки первого яйца. Расход энергии на синтез начинает снижаться за трое суток до снесения последнего яйца, а за сутки равен нулю. Эффективность синтеза, в среднем, равна 70% (Brody, 1945; El-Wailly, 1966; King, 1973; Kendeigh et al., 1977). По данным, полученным сотрудниками нашей лаборатории (Дольник, 1982), свежее яйцо зяблика содержит 9,80 кдж, и затраты продуктивной энергии самки на синтез яиц достигают в период их откладки уровня 9,80/0,7=13,98 кдж/сут. На синтез полной кладки самка зяблика расходуе 64,48 кдж в течение 7 суток. Среднесуточные затраты энергии самки на синтез яиц равны 9,76 кдж/сут.

Продуктивная энергия инкубации может быть рассчитана двумя методами. Первый основан на измерении теплопроводности гнезд (Palmgren, Palmgren, 1939), второй — на термометрии гнезда и хронометрии поведения насиживающей птицы (Kendeigh, 1963; Kendeigh et al., 1977). По расчетам В. Р. Дольника (1982), использовавшего оба эти метода, суточный расход энергии на инкубацию яиц и обогрев птенцов равен 10,89 кдж, за весь период гнездования — 163,3 кдж.

Формы активности

Поведение птиц в гнездовой период можно разделить на 2 типа:

1. Поведение, связанное с индивидуальным существованием особи. Оно имеет место в течение всего года и по формам проявления одинаково для самцов и самок.

2. Репродуктивное, т. е. связанное с размножением поведение. К поведению первого типа относятся:

Отдых, ночной и дневной — спокойное сидение птицы с неприжатым оперением.

Поза готовности к действию — сидение с прижатыми перьями. Включает в себя позу приготовления к полету, прыжку и т. п. Сюда входят также позы, принимаемые птицей во время испуга, ориентировочной реакции и проявления исследовательской активности.

Уход за собой — включает чистку оперения и купание. При хронометраже затраты времени на питье также включались в затраты времени на купание, т. к. прилетающие на водоем птицы, как правило, чередуют эти два действия таким образом, что делают трудноразделимыми затраты времени на них.

Кормежка — включает время, затраченное на поиск, добычу и обработку пищи. Кормление осуществляется во время сидения в позе готовности к действию (доставание семян из шишек, обработка сережек, почек и т. д.), ходьбы и прыжков по земле и веткам, перепархивания в кронах деревьев и кустарников (сбор семян, ловля пауков и малоподвижных насекомых) и зависание в воздухе (ловля хирономид).

Транспортный полет — перелеты по гнездовому участку и за его пределами. По наблюдениям за особями, помеченными цветными кольцами, зяблики улетают за пределы гнездового участка главным образом на водоем, для кормежки на нейтральной территории, а также при коллективной тревоге птиц с соседних гнездовых участков (например, реакция на сову, обнаруженную мелкими воробьиными, на ворону или сороку, разоряющую чужое гнездо и т. п.). Последний случай мы специально не рассматриваем, т. к. коллективные тревоги относительно редки. Средняя дальность полетов на водоем 81,1 м (max=280, n=36). С целью кормежки самцы улетают на 102,4±5,1 м (max=205 м, n=49), а самки — на 137,7±19,6 м (max==335 м, n=24). На водоем зяблики летают в среднем 1 раз в сутки. Количество и продолжительность кормежек за пределами гнездового участка различно в разные фазы гнездового периода (табл. 1).

Таблица 1

Количество отлучек с гнездовой территории в течение суток в разные фазы гнездового периода

Фаза гнездового периода	Количество отлучек, ед./сут	
Откладка яиц	11	12
Насиживание	22	5
Выкармливание птенцов	34	36

Время, затраченное на транспортные полеты, было рассчитано исходя из расстояния, которое зяблик пролетает, отлучаясь с гнездовой территории. Средняя скорость полета зяблика — 50 км/ч (Дольник и др., 1963; Дольник и др., 1967). При составлении бюджета времени соотношение затрат на сидение в позе готовности, ходьбу и перепархивание бралось таким же, как при кормежке на гнездовом участке

Поведение второго типа включает репродуктивное поведение, свойственное особям обоих полов.

Тревога. При появлении на гнездовом участке или в районе обитания выводка объекта, представляющего опасность, зяблики реагируют «пиньканьем». Иногда птицы пинькают, сидя на одном месте — в позе готовности к действию, а при большем возбуждении — летая по гнездовому участку.

Агонистическое поведение. В местах концентрации птиц на водоеме, на прикормках и т. п. наиболее часто встречаемая форма агонистического поведения — угрозы. Зяблик, продолжая оставаться на месте, демонстрирует противнику клюв, прижимает перья, вытягивает в его сторону шею и т. д. На гнездовом участке или на его границе наиболее характерны драки и преследования в воздухе.

Брачное поведение. Включает сексуальные демонстрации, спаривание и следование по гнездовому участку. Последнее представляет собой внешне нецеленаправленную ходьбу и полет самки в сопровождении самца. Партнеры во время таких перемещений издают сигнал ухаживания *«сип»*.

Сбор корма для птенцов осуществляется теми же способами, что и сбор корма для себя, т. е. во время сидения в позе готовности к действию, при ходьбе, перепархивании и зависании. И самец, и самка собирают корм, в основном, на гнездовой территории (средний радиус сбора корма равен 15 м).

Транспорт корма осуществляется в полете.

Кормление птенцов. В затраты времени на кормление птенцов мы включили не только сам процесс передачи корма из клюва родителя в глотки птенцов,

но и время, в течение которого взрослая птица сидит на краю гнезда или на прилегающих к нему ветках, ожидая выдачи капсулы одним из птенцов. Весь этот период взрослые зяблики пребывают в позе готовности, т. е. с сильно прижатым к телу оперением.

Кормление птенцов чаще всего осуществляется сериями: при приближении к гнезду родителя птенцы интенсивно выпрашивают пищу. Вид голодных птенцов стимулирует взрослую птицу к сбору новой порции корма. Через некоторое время птенцы начинают просить корм менее интенсивно, и родитель на 15—20 мин улетает от гнезда или (если это самка) садится обогревать птенцов. Благодаря такой особенности, сбор корма для птенцов несложно отделить от сбора корма для себя.

Репродуктивное поведение самца

Пение и рюменье. При хронометрировании учитывалась не только продолжительность самой вокализации, но и короткие промежутки между отдельными песнями и сигналами.

Патрулирование территории. Ходьба и полет по территории, главным образом, между песнями.

Репродуктивное поведение самки

Гнездостроительное поведение — включает в себя сбор гнездового материала, его транспортировку к месту постройки и само строительство гнезда. Гнездовой материал самка собирает на земле (во время ходьбы, чередующейся с прыжками) и на деревьях. В последнем варианте она, перепархивая с ветки на ветку, собирает паутинки, растительный пух и т. п. или, сидя возле ствола, сощипывает лишайники. Сбор кусочков бересты для инкрустации наружных стенок осуществляется при помощи зависания: самка, подлетев к стволу, зависает в воздухе и, схватив клювом краешек бересты, быстро махая крыльями, перемещается вокруг ствола. Собрав материал, самка летит с ним к гнезду. Во время строительства самка производит стереотипные действия, одни из которых осуществляются, в основном, клювом и грудью, а другие — всем корпусом.

Инкубация яиц и обогрев птенцов — включает сидение на гнезде и активности: привставание, перемещение в гнездовом лотке клювом яиц и птенцов, стояние над кладкой и птенцами со слегка распущенными крыльями (защита от солнца), ерзающие движения из стороны в сторону, по-видимому, с целью перемены контакта наседного пятна с кладкой.

Характеристика и продолжительность фаз гнездового периода

Прилет зябликов местной популяции происходит с конца марта по середину мая. Соблюдается такая последовательность средних сроков: первыми прилетают взрослые самцы, затем взрослые самки и самцы-первогодки. Последними в район гнездования прибывают самки-первогодки (Паевский, Виноградова, 1974). Предгнездовой период, в течение которого происходит распределение гнездовых территорий между самцами и формирование пар, длится приблизительно месяц. Период интенсивной постройки гнезда длится в среднем 5,1±0,63 дня. Сбором материала и строительством гнезда занимается только самка. Самец повсюду сопровождает ее, издавая сигналы ухаживания *«ксип»* и *«чирп»*. Он активно охраняет ее не только на гнездовом участке, но и за его пределами. Приблизительно через три дня после завершения основной части гнездовой постройки начинается период откладки яиц, продолжительность которого равна 5 сут. Параллельно с откладкой яиц самка нередко продолжает заниматься завершением выстилки гнезда. В первый день после начала откладки самка проводит в гнезде лишь незначительное время. С каждым днем продолжительность инкубации возрастает (см. табл. 3) и после откладки четвертого, а иногда и третьего яйца самка остается в гнезде на ночь. После откладки последнего яйца самка насиживает кладку в среднем 12 суток. В выкармливании птенцов принимают участие и самец и самка. Вылет птенцов из гнезда происходит через 12 суток после вылупления. Родители продолжают водить птенцов до 29-суточного возраста, после чего выводок распадается.

Таким образом, полный удачный цикл самца включает 30 суток предгнездового и 55 суток гнездового периода, самки — 15 суток предгнездового и 55 суток гнездового периода.

Хронометраж поведения вели не во все фазы, поэтому мы не имеем полных данных о бюджете времени самок за период от появления на участке до начала гнездостроения, а также данных о бюджете времени самца и самки за период паузы между окончанием постройки гнезда и началом откладки яиц. В паузу между гнездостроением и откладкой яиц продуктивные затраты самца складываются из затрат на

территориальное поведение и сексуальные взаимоотношения с самкой, поэтому мы затраты энергии самца в паузу условно приравняли к затратам в период откладки самкой яиц, в течение которого самец проявлял аналогичное поведение. Пользуясь такими же аналогиями, мы приравняли затраты энергии самки на поведение в предгнездовой период и в паузу к затратам в период откладки яиц. При составлении суммарного *DEB* в паузу были включены затраты на синтез яиц. Мы не имеем также данных о бюджете времени родителей в период вождения выводка. Очевидно, что в начале этого периода затраты энергии родителями сходны с затратами ее в период пере двылетом птенцов из гнезда, а в момент приобретения слетками полной самостоятельности расход продуктивной энергии равен нулю. Поэтому мы приняли, что в среднем за весь период затраты продуктивной энергии самцом и самкой равны половине затрат в последние дни выкармливания птенцов в гнезде.

Суточные бюджеты времени и энергии на разных фазах гнездового периода

Непродуктивное поведение. Суммарные затраты времени на непродуктивное поведение в среднем у самца равны 18,12 ч/сут, у самки 15,27 ч/сут. Эти затраты варьируют у самца от 16,75 ч/сут в период откладки яиц, что составляет 92,4% от средней величины, до 20,45 ч/сут в период выкармливания птенцов (112,9% от средней), а у самки от 13 ч в период насиживания (85,1%) до 16,39 ч/сут в период гнездостроения (107,3%). При этом затраты энергии на непродуктивное поведение соответственно равны в среднем за цикл 46,31±1,93 и 46,89±2,05 кдж/сут. У самца они варьируют от 42,96 кдж/сут в период гнездостроения (92,8%) до 51,58 кдж/сут в период выкармливания птенцов, а у самки — от 41,20 кдж/сут во время насиживания (87,9%), до 50,45 кдж/сут в период откладки яиц (107,6%). Сравним затраты на отдельные формы поведения.

Поведение кормления. Продолжительность кормежки в разные фазы варьирует от 3 до 6 ч в сутки, составляя в среднем у самцов 4,71 ч/сут у самок — 4,36 ч/сут. Преобладание в природе тех или иных видов корма накладывает отпечаток на способы его добычи, а, следовательно, и на формы активности во время кормежки. До времени появления птенцов способы добычи корма пешком (из лесной подстилки) и на месте (шишки сосны, сережки и почки деревьев и т. п.) занимают обычно значительно больше времени, чем в период выкармливания птенцов. Ко времени вылупления последних появляется большое количество насекомых, в связи с чем увеличивается доля времени, занятого на их ловлю путем перепархивания по ветвям деревьев и при помощи зависания в воздухе (у самцов — с 17,4% до 31%, у самок — 16,6% до 30,8% от средних затрат времени на кормежку в данную фазу). Из табл. 2 и 3 видно, что длительность времени кормежки самца и самки отличается незначительно. Это связано с тем, что партнеры, как правило, кормятся вместе. Особенно интенсивно самец сопровождает самку до периода выкармливания птенцов. Не исключено, что несмотря на синхронность поведения кормления, интенсивность потребления корма у них может быть различной, как это имеет место в период миграции, когда жирные птицы в стае кормящихся тощих птиц имеют менее наполненный желудок и кишечник (Дольник, 1967).

Самец, в среднем, на поведение кормления затрачивает 15,87 кдж/сут, самка — 16,04 кдж/сут (табл. 4 и 5). Если учесть, что коэффициент утилизации в этот период равен 0,8 (Т. В. Дольник, 1982), то при *DEB* самца 82,48 кдж/сут и *DEB* самки 83,32 кдж/сут *GE* самца равна 103,0 кдж/сут, а *GE* самки равна 104,26 кдж/сут. Таким образом зяблик, затрачивая на кормежку 1 кдж, добывает 6,5 кдж. Забегая вперед отметим, что при сборе корма для птенцов пара забликов затрачивает 14,70 кдж/сут, при этом *GE* выводка составляет 163,92 кдж (Дольник, Яблонкевич, 1982). Следовательно, на 1 затраченный кдж приходится 9,99 принесенных. В этом случае КПД сбора корма оказы-

Таблица 2

Бюджет времени самца зяблика в период гнездования (в ч/сут)

Формы поведения	Фаза гнездового периода					
	предгнездовая до прилета самок	предгнездовая после прилета самок	гнездостроение	откладка яиц	насиживание	выкармливание птенцов
Непродуктивное поведение						
Ночной отдых	9.00	8.50	8.00	7.00	7.00	8.00
Дневной покой	1.50	1.03	1.70	1.88	2.40	2.50
Поза готовности	2.00	2.29	3.47	3.58	2.95	4.93
Чистка оперения	0.50	0.23	0.35	0.21	0.21	0.20
Купание, питье	0.08	0.06	0.02	0.02	0.02	0.02
Поведение кормления:						
на месте	0.90	0.90	0.46	0.46	0.36	0.41
с передвижением по земле	3.04	3.00	2.76	2.78	4.95	2.76
с перепархиванием	0.83	0.80	0.74	0.75	0.87	1.38
с зависанием	0	0	0	0.02	0	0.05
Транспортный полет	0.20	0.20	0.02	0.05	0.09	0.18
Сумма	18.05	17.11	17.52	16.75	18.85	20.43
Репродуктивное поведение						
Пение	4.76	3.90	3.00	5.76	3.44	0.56
Рюменье	0.30	0.44	0.63	0.24	0.23	} 0.35
Тревога (пинькание):						
в позе готовности	0.26	0.40	0.02	0.04	0.12	
в полете	0	0	0	0.12	0.01	0
Патрулирование территории:						
в полете	0.04	0.02	0.04	0.03	0.07	0
в ходьбе	0.22	0.18	0.02	0.27	0.38	0
Агонистическое поведение:						
угрозы	0.26	0.26	0.01	0.003	0.02	0
драки на земле	0.06	0.55	0.05	0.027	0.05	0.01
драки и преследование в полете	0.05	0.50	0.02	0.05	0.02	0
Сопровождение самки:						
с передвижением по земле	0	0.33	1.02	0.30	0.52	0
в полете	0	0.40	0.30	0.37	0.29	0
с перепархиванием	0	0	0.40	0	0	0
сидение в позе готовности	0	0	0.77	0	0	0
Сексуальные демонстрации, спаривание	0	0.01	0.02	0.04	0	0
Кормление птенцов	0	0	0	0	0	0.21
Транспорт корма в полете	0	0	0	0	0	0.05
Сбор корма:						
в позе готовности	0	0	0	0	0	0.20
с передвижением по земле	0	0	0	0	0	1.42
с перепархиванием	0	0	0	0	0	0.71
с зависанием в воздухе	0	0	0	0	0	0.02
Сумма	5.95	66'9	6.42	7.25	5.15	3.53

Таблица 3

Бюджет времени самки зяблика в период гнездования (в ч/сут)

Формы поведения	Фаза гнездового периода							
	гнездостроение	откладка яиц	насиживание: количество дней до вылупления 12–10	9–7	6–4	3–1	вылупление	выкармливание птенцов
Непродуктивное поведение								
Ночной отдых *	8.00	7.00	9.00	9.00	9.00	9.00	9.00	8.16
Дневной покой	1.30	0.60	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	1.50
Поза готовности	2.66	1.74	0.20	0.03	0	1.00	0	1.62
Чистка оперения	0.04	0.04	0.06	0.06	0.05	0.06	0.20	0.20
Купание, питье	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.02	0.02
Поведение кормления:								
на месте	0.48	0.69	0.44	0.06	0.22	0.04	0.25	0.42
с передвижением по земле	3.00	4.36	3.58	2.50	4.51	2.74	1.64	2.77
с перепархиванием	0.51	1.19	0.70	0.53	0.82	0.32	0.81	1.38
с зависанием	0	0.03	0.03	0.01	0.04	0.02	0.03	0.05
Транспортный полет	0.38	0.27	0.02	0.02	0.02	0.02	0	0.19
Сумма	16.39	15.94	14.06	12.24	14.69	13.24	11.95	16.31
Репродуктивное поведение								
Тревога (пинькание):								
в позе готовности	0.12	0.17	0.11	0.12	0.21	0.18	0.15	0.10
в полете	0.06	0.07	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01
Агонистическое поведение:								
угрозы	} 0.01	0.01	0.01	0	0.01	0.01	} 0	0.02
драки на земле		0.01	0.02	0	0	0		
драки и преследование в полете		0.04	0	0	0.01	0		
Сбор гнездового материала:								
с передвижением по земле	4.45	} 0.20	0	0	0	0	0	0
с перепархиванием	0.04		0	0	0	0	0	0
Полет с гнездовым материалом	0.30		0	0	0	0	0	0
Строительство гнезда:								
укладка клювом и грудью	1.08	} 0.09	0	0	0	0	0	0
укладка крыльями и корпусом	1.09		0	0	0	0	0	0
Перемещения по гнездовой территории в сопровождении самца:								
ходьба	0.22	0.41	0.26	0.13	0.17	0.16	0	0
полет	0.13	0.42	0.09	0.08	0.13	0.07	0	0
Сексуальные демонстрации, спаривание	0.11	0.03	0	0	0	0	0	0
Инкубация яиц и обогрев птенцов:								
спокойное сидение	0	6.57	9.23	11.20	8.69	10.19	11.27	3.49
с движениями	0	0.04	0.21	0.22	0.07	0.14	0.09	0
Кормление птенцов	0	0	0	0	0	0.09	0.09	0.38
Транспорт корма в полете	0	0	0	0	0	0	0.01	0.07
Сбор корма для птенцов:								
в позе готовности	0	0	0	0	0	0	0.03	0.30
с передвижением по земле	0	0	0	0	0	0	0.26	2.10
с перепархиванием	0	0	0	0	0	0	0.13	1.05
с зависанием	0	0	0	0	0	0	0.01	0.04
Сумма	7.61	8.06	9.94	11.76	9.31	10.76	12.05	7.69

Примечание. * Совмещается с обогревом яиц или птенцов.

Таблица 4

Бюджет энергии* самца зяблика в гнездовой период (в кдж/сут)

Формы поведения	Коэффициент пересчета *DTB* в *DEB*	Фаза гнездового периода: до прилета самки ($T_A = 7°$)	после прилета самки ($T_A = 10°$)	гнездостроение ($T_A = 12°$)	откладка яиц ($T_A = 12°$)	насиживание ($T_A = 14°$)	выкармливание птенцов ($T_A = 16°$)
Затраты энергии на себя (без затрат на терморегуляцию)							
Ночной покой	1.00	12.52	11.85	11.14	9.76	9.76	11.14
Дневной покой	1.12	2.30	1.59	2.64	2.89	3.73	3.87
Поза готовности к действию	1.30	3.60	4.10	6.28	6.45	5.32	8.92
Чистка оперения	1.30	0.88	0.38	0.59	0.33	0.33	0.33
Купание, питье	1.60	0.13	0.08	0.04	0.04	0.04	0.04
Кормовое поведение:							
в позе готовности	1.30	1.59	1.59	0.80	0.80	0.63	0.72
с передвижением по земле	1.60	6.74	6.66	6.11	6.20	11.01	6.14
с перепархиванием	6.00	6.91	6.66	6.15	6.24	7.24	11.54
с зависанием в воздухе	16.00	0	0	0	0.42	0	0.98
Транспортный полет	12.00	3.31	3.31	3.31	0.80	1.47	3.00
Сумма		37.98	36.22	34.04	33.91	39.53	46.68
Плюс энергия базального метаболизма за время продуктивных активностей		8.29	9.71	8.92	10.09	7.16	4.92
Затраты энергии на себя (без затрат на терморегуляцию)		46.27	45.93	42.96	44.01	46.69	51.60
Энергия продуктивного поведения (минус энергия *BM* за те же часы)							
Пение	1.30	2.01	1.26	1.21	2.43	1.42	0.23
Рюмение	1.30	0.13	0.17	0.29	0.13	0.08	}
Тревога (пиньканье):							}
в позе готовности	1.30	0.13	0.17	0	0	0.04	} 0.13
в полете	12.00	0	0	0	1.84	0.13	}
Патрулирование территории:							
в полете	12.00	0.59	0.29	0.59	0.46	1.05	0
в ходьбе	1.60	0.21	0.17	0.04	0.25	0.29	0
Агонистическое поведение:							
угрозы	1.30	0.08	0.08	0.04	0.04	0.04	}
драки на земле	6.00	0.38	3.85	0.33	0.04	0.04	} 0.04
драки и преследования в воздухе	12.00	0.75	5.86	3.27	0.75	0.29	}
Сопровождение самки:							
сидение в позе готовности	1.30	0	0	0.29	0	0	0
передвижения по земле	1.60	0	0.29	0.83	0.25	0.42	0
перепархивание	6.00	0	0	2.72	0	0	0
полет	12.00	0	6.11	4.56	5.65	4.44	0

Формы поведения	Коэффициент пересчета *DTB* в *DEB*	Фаза гнездового периода					
		до прилета самки ($T_A = 7°$)	после прилета самки ($T_A = 10°$)	гнездостроение ($T_A = 12°$)	откладка яиц ($T_A = 12°$)	насиживание ($T_A = 14°$)	выкармливание птенцов ($T_A = 16°$)
Сексуальные демонстрации, спаривание	6.00	0	0.04	0.13	0.25	0	0
Кормление птенцов	1.30	0	0	0	0	0	0.08
Транспорт корма	12.00	0	0	0	0	0	0.75
Сбор корма:							
в позе готовности	1.30	0	0	0	0	0	0.09
с передвижением по земле	1.60	0	0	0	0	0	1.16
с перепархиванием	6.00	0	0	0	0	0	4.93
с зависанием в воздухе	16.00	0	0	0	0	0	0.49
Продуктивная энергия		4.27	18.84	14.28	12.10	8.25	7.95
Расход энергии на терморегуляцию							
Теплопроводность клеточных птиц (1.32 кдж/°С сут.)×(30° — T_A):		32.03	27.89	25.08	25.08	22.27	19.51
Полный суточный бюджет энергии		82.57	92.66	82.32	81.19	77.21	79.08

Примечание. * Получен путем умножения продолжительности (часы) каждой активности за сутки на энергетический коэффициент отношения ее к базальному метаболизму и на энергию базального метаболизма (1.39 кдж/ч).

вается выше, возможно не только из-за большого количества насекомых в период выкармливания птенцов, но и потому, что сбор корма для себя идет не так интенсивно, как для птенцов, и время сбора корма отчасти включает время обследования территории с целью патрулирования.

Ночной отдых — постепенно изменяется с изменением продолжительности темной части суток.

Чистка оперения, купание и питье составляют ничтожную часть от *DTB* и *DEB*. Закономерностей изменения затрат времени и энергии на эти формы поведения нам проследить не удалось.

Дневной отдых. У некоторых видов птиц имеется связь между температурой окружающей среды и продолжительностью дневного отдыха. При повышении температуры воздуха продолжительность отдыха увеличивается, а продолжительность кормежки сокращается. Это связано с трудностью рассеивания побочного тепла, образующегося при локомоторной активности (Verbeek, 1964, 1972; Austin, 1978). У Fringilla c. coelebs, находившихся под нашим наблюдением, подобное явление четко не выражено, для самцов $r = 0{,}53$, $p > 0{,}05$, для самок $r = 0{,}21$, $p > 0{,}05$) возможно из-за того, что сравнение проводилось в разные фазы гнездового периода, и на влияние T_A наложилось еще и влияние особенностей других форм поведения в каждую фазу. В частности, у самки продолжительность отдыха находится в конкурентной зависимости с затратами времени на продуктивные активности, и отсутствие отдыха в «чистом» виде компенсируется наличием таких относительно малоактивных форм поведения, как насиживание яиц и обогрев птенцов, составляющих значительную долю суточного бюджета времени (имеется отрицательная корреляция $r = -0{,}94$, $p < 0{,}01$). У самца такая зависимость не прослеживается ($r = -0{,}40$, $p > 0{,}05$).

Таблица 5

Бюджет энергии самки зяблика в гнездовой период (в кдж/сут)

Формы поведения	Коэффициент пересчета *DTB* в *DEB*	Фазы гнездового периода				
		гнездостроение	откладка яиц	насиживание	вылупление	выкармливание птенцов
Затраты энергии на себя (без затрат на терморегуляцию)						
Ночной покой	1.00	11.14	9.76	12.52	12.52	11.37
Дневной покой	1.12	2.01	0.92	0.04	0	2.32
Поза готовности к действию	1.30	4.82	**3.14**	0.54	0	2.92
Чистка оперения	1.30	0.04	0.04	0.08	0.33	0.33
Купание, питье	1.60	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04
Кормовое поведение:						
на месте	1.30	0.84	1.21	0.33	0.42	0.73
с передвижением по земле	1.60	6.66	9.71	7.41	3.64	6.17
с перепархиванием	6.00	4.23	9.92	4.90	6.74	11.55
с зависанием в воздухе	16.00	0	0	0.50	0.63	1.02
Транспортный полет	12.00	6.32	4.48	0.29	0	3.08
Сумма		36.09	39.23	26.67	24.33	39.53
Плюс энергия базального метаболизма за время продуктивных активностей		10.59	11.22	14.53	16.79	10.53
Затраты энергии на себя (без затрат на терморегуляцию)		46.69	50.45	41.20	41.12	50.06
Энергия продуктивного поведения (минус энергия *ВМ* за те же часы)						
Тревога (пинькание):						
на месте	1.30	0.08	0.08	0.08	0.04	0.04
в полете	12.00	0.92	1.05	0.17	0.13	0.10
Агонистическое поведение:						
угрозы	1.30		0	0.04		
драки на земле	6.00	0.13	0.04	0	0	0.01
драки и преследования в воздухе	12.00		0.59	0		
Сбор гнездового материала:						
с передвижением по земле	1.60	3.73	0.27	0	0	0
с перепархиванием	6.00	0.25				
Полет с гнездовым материалом	12.00	4.61				
Строительство гнезда:						
укладка клювом и грудью	1.30	0.46	0.08	0	0	0
укладка крыльями и корпусом	1.60	0.88				
Перемещения с самцом:						
по земле	1.60	1.84	0.33	0.13	0	0
по воздуху	12.00	0.21	6.45	1.38	0	0

Формы поведения	Коэффициент пересчета *DTB* в *DEB*	Фазы гнездового периода				
		гнездостроение	откладка яиц	насиживание	вылупление	выкармливание птенцов
Сексуальные демонстрации, спаривание	6.00	0.75	0.21	0	0	0
Пребывание в гнезде:						
спокойное	1.00	0	0	0	0	0
с активностью	1.30	0	0	0.08	0.04	0
Кормление птенцов	1.30	0	0	0	0.04	0.17
Транспорт корма в полете	12.00	0	0	0	0.13	1.11
Сбор корма для птенцов:						
в позе готовности	1.30	0	0	0	0.04	0.12
с передвижением по земле	1.60	0	0	0	0.21	1.71
с перепархиванием	6.00	0	0	0	0.88	6.38
с зависанием в воздухе	16.00	0	0	0	0.21	1.55
Продуктивная энергия активностей		13.86	9.00	1.88	1.72	10.43
Энергия инкубации				10.88	7.82	1.73
Энергия синтеза яиц			6.95			
Полная продуктивная энергия		13.86	15.95	12.77	9.55	12.17
Теплопроводность клеточных птиц (1.38 кдж/°C сут)×(30°−$T_А$)		25.08	25.08	22.27	19.51	19.51
Полный суточный бюджет энергии		85.62	91.49	76.25	70.17	81.91

Поза готовности к действию. Затраты времени на нее имеют зависимость, обратную от затрат времени на продуктивное поведение. У самки — это четкая закономерность ($r=-0{,}94$, $p<0{,}01$), у самца имеется не очень четкая тенденция ($r=-0{,}48$, $p>0{,}05$). Анализ этих закономерностей показывает, что «готовность к действию» — поведение, несущее буферную функцию в общей структуре *DTB*. Дефицит времени, связанный с большим расходом его на продуктивное поведение, приводит к сокращению этой формы.

Репродуктивное поведение

Затраты времени и энергии на продуктивное поведение в разные фазы гнездового периода изменяются значительно больше, чем на продуктивные затраты особей обоих полов. У самца затраты времени варьируют от 2,63 ч в сутки в отдельные дни периода выкармливания птенцов до 7,25 ч в период откладки самкой яиц (табл. 2), а затраты энергии — от 4,27 кдж/сут в предгнездовую фазу перед прилетом самок до 18,84 кдж/сут после их прилета (табл. 4) составляя в среднем за период наблюдений 4,88 ч и 10,97 кдж/сут. Средние продуктивные затраты энергии самца за весь цикл с учетом послегнездовой фазы — 9,17 кдж/сут.

Из табл. 2 видно, что затраты времени и энергии изменяются не параллельно друг другу. В предгнездовую фазу до прилета самок большая часть продуктивных затрат самца приходится на пение. Эта форма поведения имеет невысокую энергетическую стоимость, поэтому затраты энергии на продуктивное поведение в это время самые низкие. После прилета самок в бюджет времени и энергии самца включается

брачное поведение — сопровождение самки и сексуальные демонстрации. Помимо этого, резко возрастают затраты на территориальное поведение, т. к. в это время прилетает основная масса самцов-первогодков и приступает к занятию свободных и перераспределению уже занятых гнездовых участков. Агрессивные конфликты между двумя самцами могут иногда продолжаться до двух часов подряд. Энергетические затраты на продуктивное поведение, как уже указывалось выше, в эту фазу наиболее велики. В последующие фазы затраты на агрессивное поведение постепенно снижаются, и во время выкармливания птенцов сводятся почти к нулю. Другие формы территориального поведения, за исключением тревоги, также резко уменьшаются. Затраты на брачное поведение наиболее велики в период гнездостроения, когда самец много времени тратит на сопровождение самки, собирающей гнездовой материал. Сексуальные демонстрации прекращаются ко времени завершения самкой откладки яиц, и в течение периода насиживания брачное поведение самца заключается в том, что он сопровождает самку, слетевшую с гнезда кормиться. После вылупления птенцов сопровождение прекращается. К кормлению птенцов самец, как правило, приступает не раньше, чем на следующий день после их вылупления. Вероятно, это связано с тем, что на предыдущих этапах приближение самца к гнезду вызывало у самки агрессивную реакцию.

У самки затраты времени на продуктивное поведение варьируют от 7,61 ч/сут в период гнездостроения до 11 ч/сут в период насиживания яиц (табл. 3), а затраты энергии — от 11,72 кдж/сут в период выкармливания птенцов до 15,95 кдж/сут в период откладки яиц (табл. 5). В среднем за период наблюдений продуктивная энергия самки равна 13,57 кдж/сут, причем из них 9,00 кдж расходуется на поведение, а остальное — на продуктивные процессы (синтез яиц и обогрев яиц и птенцов). Среднесуточный расход энергии в течение цикла (с учетом продолжительности всех фаз) — 10,72 кдж/сут. Максимальные затраты энергии на продуктивное поведение самка имеет в период постройки гнезда. Затраты времени в этот период невелики, но большую часть этого времени составляет сбор гнездового материала и его транспорт к месту постройки. Эти формы поведения имеют относительно высокую энергетическую цену. В последующие фазы затраты времени на продуктивное поведение возрастают, но основную часть бюджета составляют такие малоактивные формы поведения, как обогрев яиц и птенцов, поэтому затраты энергии на него снижаются. Особенно сильное снижение происходит в период инкубации яиц.

Суммарный расход времени и энергии самца и самки за весь гнездовой период

Как было указано выше, в случае успешного гнездования продолжительность периода размножения составляет у самцов 85 суток, у самок — 70. В течение этого времени самец затрачивает на продуктивное поведение 414,7 ч, а самка — 479,8 ч. Затраты энергии на продуктивное поведение и продуктивные процессы у самца равны 780,9 кдж, а у самки — 749,9 кдж, т. е. лишь незначительно меньше. Самец имеет наибольшие продуктивные затраты в начале цикла, когда условия среды наименее благоприятны. После периода откладки яиц они резко снижаются. При этом для популяции характерно следующее явление: в случае позднего гнездования (повторные кладки после разорения и т. д.) самцы могут не участвовать в последних этапах периода размножения. В 50% поздних выводков птенцов выкармливает одна самка без участия самца. В ранних выводках такие случаи составляют всего 14,3%. (Добровольская, Ильина, 1979). Основная часть продуктивных затрат самца приходится на территориальное поведение, включающее в себя пение, рюменье, тревогу, патрулирование территории и ее активную охрану, а также на сопровождение и охрану самки (табл. 6). Самка расходует свою продуктивную энергию позднее, при более благоприятных условиях. Основные ее затраты приходятся на синтез яиц и родительское поведение (насиживание яиц, обогрев и выкармливание птенцов).

Таблица 6

Продуктивные затраты времени и энергии самца и самки зяблика в течение полного удачного цикла *

Форма продуктивных затрат	Затраты времени, ч				Затраты энергии, кдж			
Территориальное поведение	321.49	(77.5)	13.29	(2.8)	371.43	(47.3)	54.64	(7.3)
Брачное поведение	38.99	(9.4)	23.35	(4.9)	246.95	(31.5)	192.94	(26.0)
Родительское поведение	54.24	(13.1)	403.33	(84.0)	166.56	(21.2)	225.09	(30.3)
Поведение гнездостроения	—	—	39.85	(8.3)	—	—	51.63	(7.0)
Синтез яиц, инкубация	—	—	—	—	—	—	218.14	(29.4)

Примечание. Цифры в скобках — процент от суммы всех продуктивных затрат.

Обсуждение

Известно, что бюджет энергии птиц связан степенной зависимостью с массой тела. Имеются уравнения для расчета *BM* и *DEB* на основании массы тела птицы (Дольник, Кинжевская, 1980; Lasiewski, Dawson, 1967; Ashoff, Pohl, 1970; King, 1974; Kendeigh et al., 1977). По уравнению, расчитанному на основе имеющихся в литературе данных о бюджетах энергии свободноживущих птиц (Дольник, Кинжевская, 1980), *DEB* птиц с массой тела как у зябликов равен 84,16 кдж/сут. Наши измерения показали, что эта величина в гнездовой период в среднем для самца и самки равна 82,90 кдж/сут, т. е. отличается от расчетной всего на 1,5%. Таким образом, уравнение дает возможность количественно оценить с довольно большой точностью энергетические затраты особи в целом, однако оценка распределения затрат энергии на различные активности в зависимости от конкретной ситуации лежит за пределами возможности этого метода.

Экологическая ниша вида связана не столько с суммарным бюджетом энергии, сколько со стратегией расхода последней, со взаимосвязью бюджета времени и бюджета энергии. Рассмотрим особенности структуры *DTB* и *DEB* зябликов. Как уже было сказано выше, величины *DEB* самца и самки зяблика не имеют статистически достоверных различий, что и можно было бы предположить на основании близких величин массы тела: масса самцов — 22 г, масса самок — 20 г (Дольник, 1975). Имеющиеся в литературе данные также свидетельствуют о том, что суточный расход энергии в гнездовой период у воробьиных в среднем одинаков у обоих полов, хотя в отдельные фазы могут иметься значительные расхождения (табл. 7).

Таблица 7

Средние за гнездовой период величины *DEB* самцов и самок некоторых воробьиных птиц, кдж/сут

Вид	*DEB*		Источник
	самца		
Empidonax trallii	30.73	32.11	Ettinger, King, 1980
Empidonax minimus *	39.23	41.91	Holmes et al., 1979
Vireo olivaceus *	41.58	45.72	»
Dendroica caerulescens *	26.42	27.26	»
Phainopepla nitens	79.43	81.02	Walsberg, 1977, 1978
Hirundo rustica	70.01	68.38	Дольник, Кинжевская, 1980
Pica nuttalii	261.7	245.4	по Verbeek, 1972

Примечание. * — без учета затрат на терморегуляцию (DEB_{30}).

Затраты продуктивной энергии на полный гнездовой цикл у самца и самки зяблика также имеют сходную величину. Вместе с тем имеется четкое разделение периодов расхода продуктивной энергии и целей, на которые она расходуется (см. предыдущие разделы).

Разделение функций между полами сопровождается следующими особенностями в их поведении: в гнездовом поведении самки преобладают формы, не требующие больших энергетических затрат, но занимающие много времени (насиживание яиц и обогрев птенцов). В то же время большинство форм гнездового поведения самца сопряжено с более энергоемкими активностями и при сходных затратах продуктивной энергии затраты времени у самцов на продуктивное поведение ниже. Вследствие этого самец имеет большее, чем у самки, время «ничегонеделания» — буферное время. В среднем, за весь гнездовой период (до вылета птенцов из гнезда) оно составляет у самки 6,1% от *DTB*, а у самца — 11,8%.

К сожалению, в имеющихся работах о бюджетах энергии свободноживущих птиц продуктивные затраты приводятся в сумме с затратами на себя, кроме того, при составлении *DTB* выделено слишком мало форм активности, из-за чего невозможен подробный анализ его структуры. Остановимся на двух работах, в которых приведены *DTB* обоих полов в различные фазы гнездового периода.

В работах Валсберга (Walsberg, 1977) имеются *DTB* шелковистой мухоловки (Phainopepla nitens). Выделено 7 форм поведения, включая ночной сон (табл. 8), однако локомоторные активности, при помощи которых осуществляется это поведение, приводятся независимо от последних в виде трех разрядов: полет, неполетная активность и ночной сон. Как распределяется полет между различными формами поведения — неизвестно, поэтому расчитать величину *PE* по приведенным в работе *DTB* невозможно. Вместе с тем *DTB* самца и самки составлен из одних и тех же форм поведения (оба насиживают кладку и выкармливают птенцов), затраты времени на каждую из которых, как видно из табл. 8, приблизительно одинаковы. Соотношение между полетной и неполетной активностями в течение светлой части суток также одинаковы. Все это позволяет предположить, что у шелковистой мухоловки самец и самка имеют приблизительно одинаковые *PE*.

Таблица 8

Суточный бюджет времени Phainopepla nitens *

Фаза гнездового периода	Пол птицы	Затраты времени**, ч/сут						
		сидение на одном месте	перемещения	кормежка ягодами	ловля насекомых	пребывание на гнезде	социальные взаимоотношения	суммарные затраты на полет, ч/сут
Насиживание	самец	5.50	1.78	0.54	0.06	6.28	0.36	1.91
	самка	4.64	1.89	0.64	0.13	6.71	0.52	1.95
Выкармливание птенцов	самец	9.03	1.89	0.57	1.26	1.12	0.64	3.79
	самка	7.55	2.35	0.70	1.64	1.22	1.06	3.52

Примечание. * — по Walsberg, 1977; ** — ночной отдых — 14.50 ч/сут.

По данным Вербека (Verbeek, 1972) у Pica nuttalii затраты времени на продуктивное поведение у самца меньше, чем у самки. В среднем за цикл оно составляет соответственно 5,29 и 7,91 ч/сут. Самец Pica nuttalii, как и самец зяблика, не насиживает кладку, но принимает участие в выкармливании птенцов. Главное различие в *DTB* самцов этих двух видов заключается в том, что основные продуктивные затраты зяблика приходятся на территориальное поведение, а у Pica nuttalii больше всего времени занимает кормежка насиживающей самки и птенцов (в среднем, 4,45 ч/сут). Расчет бюджетов энергии Pica nuttalii по приведенным в работе параметрам показал, что *PE* самца равняется 59,0 кдж/сут, самки — 57,3 кдж/сут, т. е. практически одинаковы.

Таким образом, у всех трех видов, продуктивные затраты времени и энергии которых оценены (Fringilla coelebs, Phainopepla nitens, Pica nuttalii), *PE* обоих полов почти одинаковы, независимо от того, равны

или нет затраты времени на продуктивное поведение, и от того, какова структура этого поведения. В то же время у некоторых крупных неворобьиных *PE* самца и самки могут сильно различаться. Она может быть больше как у самок (Fulica americana, Anas strepera), так и у самцов (Buteo regalis, Pandion haliaetus) (см. ст. В. Р. Дольника, наст. сб.). Одна из причин этого явления может заключаться в следующем. Крупные виды имеют относительно меньшие затраты на терморегуляцию, т. к. с увеличением размеров тела уменьшается отношение поверхности к объему, а следовательно, и теплоотдача. Энергия терморегуляции и продуктивная энергия — конкурирующие между собой составные части *DEB*. Следовательно, крупные виды могут иметь относительно большую *PE* по сравнению с мелкими, поэтому вероятность обеспечить необходимое для выведения потомства количество энергии в основном одним из родителей при менее интенсивном участии второго более велика у крупных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Добровольская Е. В., Ильина Т. А. Роль зябликов-родителей в выкармливании птенцов в ранних и поздних выводках. — Тез. докл. Всесоюзн. конф. мол. уч. «Экология гнездования птиц и методы ее изучения». Самарканд, 1979, с. 72—73.

Дольник В. Р. О взаимосвязи жировых резервов перелетных птиц и миграции. — В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 40. Л., Наука, 1967, с. 96—114.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М., Наука, 1975, 398 с.

Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология, 1980, вып. 15. с. 63—72.

Дольник В. Р. Продуктивная энергия и продукция взрослых зябликов. — В кн.: Популяционная экология зяблика. Л., «Наука», 1982, с. 64—86.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М., Езерскас Л. И. Энергетические затраты мелких птиц на естественный миграционный полет. Тез. докл. V Прибалт. орнитол. конф., Тарту, 1963, с. 65—67.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М., Езерскас Л. И. Биоэнергетика естественного миграционного полета птиц. — В кн.: Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. Таллин, Валгус, 1967, с. 230—237

Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (Apus apus) и ласточек (Delichon urbica, Hirundo rustica). — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1841—1851.

Дольник В. Р., Яблонкевич М. Л. Рост, развитие и энергетика птенцов зяблика. — В кн.: Популяционная экология зяблика. Л., Наука», 1982, с. 240—262.

Дольник Т В. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом. — В кн.: Популяционная экология зяблика. Л., Наука, 1982, с. 18—40.

Ильина Т А. Бюджет времени и энергии зяблика в гнездовой период. — В кн.: Морфология, систематика и эволюция животных. Л., 1978, с. 66—68.

Паевский В. А., Виноградова Н. В. Биология гнездования и демография зяблика Куршской косы по десятилетним данным. — В кн.: Исследования по биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 55, Л., Наука, 1974, с. 186—206.

Aschoff J., Pohl H. Rhythmic variations in energy metabolism. Federal Proc., 1970, v. 29, 1541—1552.

Austin G. T. Daily time budget of the postnesting verdin. Auk, 1978, v. 95, p. 247—251.

Brody S. Bioenergetics and grows. New York, 1945, 1045 p.

El-Wailly A. J. Energy requirements for egg-laying and incubation in the zebra finch, Taeniopygia castanotis. Condor, 1966, v. 68, 582—594.

Ettinger A. O., King J. R. Time and energy budgets of the Willow Flycatcher (Empidonax trallii) during the breeding season. Auk, 1980, v. 93, N 3. p. 533—546.

Holmes R. T., Black C. P., Sherry T. W. Comparative population bioenergetics of three insectivorous passerines in a deciduous forest. Condor, 1979, v. 81, N 1, p. 9—20.

Kendeigh S. C. Thermodynamics of incubation in the house wren, Troglodytes aedon. «Proc. XIII Internat. Ornithol. Congr., 1963, II, p. 884—904.

Kendeigh S. C., Dolnik V R., Gavrilov V M. Avian energetics. Gravinorous birds on ecosystems. Ed. Pinowski J., Kendeigh S. C. International Biological Programme, 1977, v. 12, Cambridge Univ. Press, p. 125—204.

King J. R. Energetics of reproduction in birds. «Breeding biology of birds». D. S. Farner, ed. Nat. Acad. Sci., Washington, 1973, 78—107.

King J. R. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. Avian energetics. R. A. Paynter Jr, ed. Nuttall Ornithol. Club Publication, No 15, Cambridge, Massachusets, 1974, p. 4—85.

Lasiewski R. C., Dawson W R. A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. Condor, 1967, v. 69, p. 13—23.
Palmgren M., Palmgren P. Über die Warmeisolierungs-Kapazitat verschiedener Kleinvogelnester. Ornis fenn., 1939, v. 16, p. 1—6.
Verbeek N. A. M. A time and energy budget study of the Brewer Blackbird. Condor, 1964, v. 66, p. 70—74.
Verbeek N. A. M. Daily and annual time budget of the Yellow-billed Magpie. Auk, 1972, v. 89, p. 567—582.
Walsberg G. E. Ecology and energetics of contrasting social systems in Phainopepla nitens (Aves: Ptilogonatidae). Univ. Calif. publ. in zoology, 1977.
Walsberg G. E. Brood size and the use of time and energy by the Phainopepla. Ecology, 1978, v. 59, No 1, p. 147—153.

T. A. Ilyina, L. V. Fedorianskaja

TIME AND ENERGY BUDGETS OF THE MALE AND FEMALE CHAFFINCH, FRINGILLA C. COELEBS, DURING NESTING PERIOD

ABSTRACT. — 1. The categorized activities of color-banded male and female chaffinches were timed and recorded during 1108 hrs of a field observation at Kurishe Nehrung, on the next phases of reproductive period: pre-nesting, pair formation, nest-building, egg-laying, incubation and raising of the young. From these data the time budgets were constructed on a diurnal basis (table 2, 3).

2. Energy budgets were calculated from time budgets and data on energy costs of various activities (see table 4, 5).

3. The duration of successful breeding cycle in male is 85 days and the same in female is 70 days.

4. The main role of the male is territorial defence and defence of the female, and the main role of the female is nest-building and parental behaviour (table 6).

5. An average time spent in reproductive activity is 4,88 and 6,85 hrs per day in male and female respectively.

6. Average energy costs of self-maintenace are 73,31 kJ/day in a male and 72,60 kJ/day in a female. The energy cost of reproductive activities are 9,17 kJ/day and 10,72 kJ/day respectively.

Т. В. Дольник, В. Р. Дольник

ПРОДУКЦИЯ И ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ ПРИ ОТКЛАДКЕ ЯИЦ У ПТИЦ

При расчете суточного бюджета энергии птиц *(DEB)* на основе их суточного бюджета времени *(DTB)*, возникает проблема оценки величины продуктивных энергий синтеза яиц и инкубации их. Затраты энергии на эти процессы должны быть прибавлены к *DEB*, рассчитанному по *DTB*. Наиболее эффективно величина продуктивной энергии может быть получена путем измерения ее, но во многих случаях прямое измерение невозможно, и величину продуктивной энергии приходится оценивать косвенно. Один из лучших путей для этого — создание эмпирических уравнений, связывающих величину продуктивной энергии с массой тела птиц. Наиболее просто такие уравнения можно получить в отношении продукции самок при синтезе яйца. От них можно перейти к продукции самок на полную кладку, а, зная затрачиваемое на синтез время, рассчитать среднюю продуктивную энергию, затрачиваемую птицами в период синтеза яиц. Есть основания считать, что расход энергии самками в этот период не выше расхода энергии при инкубации, выкармливании птенцов или вождении выводка, или расхода энергии самцами в гнездовой период (Дольник, 1971, Drent, 1973, King, 1973, 1974, Ricklefs, 1974, Kendeigh et al., 1977).

Материал и методика расчета

Для расчета уравнений продукции и продуктивной энергии у птиц нами использованы материалы из следующих источников:

1. Все надежные мировые данные об удельной калорийности свежих яиц разных видов, имеющиеся в литературе. Многие данные разных авторов и разных лет были предварительно ревизованы для стандартизации и большей точности с использованием современных представлений о калорийности жиров, протеинов и углеводов яйца, содержании в нем воды, золы, и соотношении масс содержимого и оболочки. Они сведены в табл. 1.

2. Сведения о продолжительности периода быстрого синтеза яйца (фазе быстрого роста желтка в фолликулах яичника) у разных видов птиц (табл. 2).

3. Уравнения зависимости массы яйца от массы самки в разных отрядах птиц, рассчитанные по данным о 809 видах мировой фауны (Rahn et al., 1975).

4. Сведения о размере полной кладки и интервале времени между откладкой последовательных яиц у достаточного числа видов, представляющих весь диапазон вариации масс тела самок в каждом отряде или семействе. Эти сведения заимствовались из наиболее обширных сводок («Птицы Советского Союза», «Птицы Казахстана», «Птицы Киргизии», «Птицы Южного приморья», Creutz, 1971, Lack, 1968, Newton, 1977) и многих частных работ.

По данным о каком-либо показателе яйца, кладки или самки (y) и данным о массах тела самок (M) методом наименьших квадратов рассчитывали степенные уравнения вида $y=aM^b$, показывающие зависимость величины показателя от массы тела самки (раздельно для отрядов, семейств или групп отрядов).

Нас интересуют: q, кдж — содержание энергии в одном яйце; q/e, кдж — полные затраты энергии при синтезе одного яйца; DPE, кдж/сут — суточные затраты энергии самкой при синтезе яиц; qN, кдж — содержание энергии в полной кладке из n яиц; PE, кдж — полные затраты энергии при синтезе полной кладки.

Для вычисления этих показателей нужно знать: c, кдж/г — удельную калорийность яиц, m, г — массу яйца; N — число яиц в кладке; t, сут — продолжительность периода быстрого синтеза яйца; i, сут — интервал времени между откладкой яиц; T, сут — полное время синтеза кладки; e — коэффициент эффективности синтеза яиц.

Очевидно, что

$$q=c\cdot m \quad \text{и} \quad q \quad N=c\cdot m\cdot N,$$

это — показатели продукции; чтобы перейти от них к полным затратам продуктивной энергии самкой (включающим как заключенную в яйцах продукцию, так и затраты на ее синтез), эти величины нужно разделить на коэффициент эффективности синтеза яиц:

$$q/e=c \quad m/e$$

$$PE=c \quad m \quad N/e$$

Чтобы расчитать DPE, нужно знать продолжительность синтеза полной кладки T:

$$DPE=c \quad m\cdot N/e\cdot T$$

T состоит из суммы продолжительности периода быстрого синтеза яйца (t) и интервалов между снесением яиц, т. е.

$$T=t+i\ (N-1)$$

Если все перечисленные показатели известны, продукцию и продуктивную энергию птицы можно определить непосредственно. Но если часть этих показателей неизвестна для данной птицы или вида, их можно заменить данными, полученными на других видах. Иногда может оказаться, что в отношении данного вида не известен ни один показатель и их все приходится заимствовать.

Лучший метод объединения и перевода в предсказующую форму данных, касающихся энергетики разных видов — это вычисление по таким данным эмпирических уравнений зависимости показателя от массы тела птицы вида:

$$y=aM^b,$$

где y — какой-либо показатель, M — масса тела самки, г, а a и b — коэффициенты, найденные при вычислении уравнения по всем имеющимся данным о разных видах с разной массой тела. Ниже все известные данные о синтезирующих яйца самках птиц представлены в форме степенных уравнений. Чтобы узнать ожидаемое значение показателя у исследуемой самки, нужно подставить в уравнение вместо M массу ее тела, и решить уравнение (либо прямо как степенное с помощью микрокалькулятора, либо вручную, предварительно преобразовав его в форму: $\lg y = \lg a + b \lg M$).

Количественные характеристики синтеза яиц

Удельная калорийность яиц. Имеющиеся в мировой литературе данные о калорийности птичьих яиц собраны в табл. 1. Эти данные охватывают лишь 84 измерения и далеко не все отряды птиц, однако их достаточно для некоторых выводов: во-первых, удельная калорийность разная в разных отрядах: она достоверно ниже у птенцовых воробьиных по сравнению с выводковыми пластинчатоклювыми, куриными и ржанкообразными; во-вторых, она менее варьирует внутри отряда, чем между отрядами; в-третьих, в пределах отряда она не зависит от массы яйца или массы самки. Это позволяет использовать средние значения c из табл. 1 при работе с представителями пластинчатоклювых, куриных, аистообразных, журавлеобразных, ржанкообразных, голубей и особенно воробьиных. В отношении других отрядов выводковых и полувыводковых птиц (например, хищных птиц, дятлов и т. п.) пока, до получения прямых измерений, можно использовать соответственно средние калорийности яиц выводковых (7,0 кдж/г), полувыводковых (6,2 кдж/г), полуптенцовых (5,0 кдж/г) и птенцовых (4,1 кдж/г). Рассчитанные или принятые для расчетов калорийности яиц приведены в табл. 3.

Эффективность синтеза яиц. Начиная с исследований Броди на курах (Brody, 1945), принято считать, что 77% расходуемой при синтезе энергии переходит в яйцо, в 33% рассеивается в процессе синтеза. В этой работе мы принимаем, что у всех видов птиц коэффициент эффективности синтеза (e) равен 0,77; на этот коэффициент делится продукция (содержание энергии в яйце или кладке), чтобы получить расход продуктивной энергии самкой.

Период быстрого синтеза яйца. Темп прироста вещества в овоците сигмоидальный (King, 1973; Ricklefs, 1977), причем, 95% вещества и энергии поступают в яйцо в течение нескольких последних суток перед откладкой его.

Расходом энергии при медленном синтезе можно пренебречь, и тогда началом отсчета времени, в течение которого происходит синтез, будет момент начала быстрого синтеза. Изменение темпа синтеза легко установить сравнением одновременной массы последовательных фолликулов у самки, снесшей первое яйцо (если кладка у этих птиц состоит из нескольких яиц). Необходимые для этого данные, несомненно, имеют очень многие полевые орнитологи, вскрывавшие самок в гнездовой период. Однако, в литературе соответствующие данные крайне немногочисленны (можно надеяться, что теперь они появятся); они собраны в табл. 2.

По имеющимся данным, у воробьиных период быстрого синтеза яйца занимает 4 суток, и пока нет оснований считать, что он изменяется с изменением массы яйца или самки. У неворобьиных он явно варьирует между отрядами, и, видимо, увеличивается с увеличением массы яйца или самки. Чтобы можно было использовать эти отрывочные данные, мы рассчитали по 7 данным о неворобьиных птицах зависимость периода (t) от массы тела самки (M): t, сут $= 4{,}2\ M^{0{,}075}$

Это уравнение использовано нами ниже для расчетов t у птиц разных отрядов и разных размеров тела.

Интервал между откладкой яиц. В литературе по биологии размножения птиц иногда отмечаются интервалы времени между откладкой последовательных яиц (иногда точные, в часах, иногда полуколичественные— «ежедневно», «через 1—2 дня» и т. п.). Мы собрали

Таблица 1

Удельная калорийность[1] яиц птиц

Виды	Масса яйца, г	Калорийность[2], кдж/г	Источник[3]
Выводковые			
Apterigiformes			
Apterix australis	351	11.42	XII
Casuariformes			
Casuarius casuarius	623	6.86	XIII
Rheiformes			
Rhea americana	610	6.36	I
Podicipitiformes			
Podilymbus podiceps	19.7	5.60	XIII
Anseriformes			
Домашний гусь	200	7.70	XXV
Branta canadensis	197	7.55	XIII
Домашняя утка	80	7.33	XXV
Anas platyrhynchos	80	7.96	XXV
» »	51.9	8.02	XIII
Dendrocygna autumnalis	41	10.22	XI
Galliiformes			
Домашняя индейка	85.0	6.91	XXV
Домашняя курица	58.0	6.95	X
Домашняя курица	57.8	6.91	XXV
Numidia meleagris	40.0	6.87	XXV
Phasianius colchicus	31.2	7.14	XIII
Coturnix coturnix	9.9	6.82	XXVII
Colinus virginianus	8.7	7.79	XIV
Rallidae			
Rallus limicola	10.8	5.81	XIII
Porzana carolina	8.7	5.27	XIII
Actitis macularia	9.1	7.16	XIII
Charadriidae			
Vanelus vanelus	26.4	6.57	V
Erolia alpina	12.3	6.45	XXIII
Erolia bairdii	10.0	6.70	XXIII
Ptychoramphus aleuticus	31.4	7.31	XIII
Полувыводковые			
Procellariiformes			
Oceanodroma leucorhoa	10.2	7.60	XIII
Laridae, Sternidae			
Larus argentatus	95	6.36	XV
» »	81.1	5.79	XIII
Larus occidentalis	86.8	6.12	XIII
Larus canus	47.8	6.70	VII
Larus atricilla	44.2	6.51	XIII
» »	42.1	6.70	XXVII
» »	38.0	6.03	XXVIII
Sterna maxima	70.2	6.14	XIII
Sterna sandvicensis	34.6	6.04	XIII
Sterna albifrons	9.8	5.70	XIII
Rynchos nigra	26.6	6.10	XIII

Виды	Масса яйца, г	Калорийность[2], кдж/г	Источник[3]
Полуптенцовые			
Ciconiiformes			
Eudocimus albus	49.2	4.72	XIII
Casmerodius albus	48.5	4.86	XIII
Hydranasfa tricolor	27.5	5.28	XIII
Bubulcus ibis	26.9	4.92	XIII
Egretta thula	22.5	4.96	XIII
Птенцовые			
Pelecaniformes			
Pelecanus onocrotalis	181.6	4.44	XVII
Pelecanus occidentalis	92.1	5.74	XXI
Columbiformes			
Columba livia	17.4	4.51	XIII
» »	15.3	4.98	II
Zenaida macroura	6.4	5.22	XIII
» »	6.0	4.77	XXVII
Piciiformes			
Colaptes auratus	8.8	3.31	XIII
Passeriformes			
Corvus corone	19.3	4.03	III
Corvus frugilegus	15.7	3.82	VIII
Coleus monedula	11.0	3.90	VIII
Pica pica	9.9	3.91	VIII
» »	7.2	3.62	XIII
Sturnus vulgaris	7.2	4.04	XXVII
Euphagus carolinus	6.8	4.42	XIII
Quiscalus quiscalus	6.8	4.69	XIII
Turdus migratorius	6.7	4.49	XIII
Turdus pilaris	6.6	4.01	IV
Catharus guttatus	6.5	3.89	XIII
Euphagus cyanocephalus	4.9	4.34	XIII
Xanthocephalus xanthocephalus	4.6	4.15	XIII
Agelaius phoeniceus	4.5	4.16	XIII
Turdus iliacus	4.2	4.04	IV
Melospiza melodia	2.9	3.47	XIII
Moloturus ater	2.9	3.66	XIII
Passer domesticus	2.8	4.31	XXIX
Soyoruis phoebe	2.5	5.14	XIII
Carpodacus mexicanus	2.4	4.73	XIII
Motacilla alba	2.4	4.03	IV
Fringilla coelebs	2.3	3.99	IV
» »	2.2	4.04	IX
Parus major	2.3	4.17	IV
» »	1.8	3.98	XIX
Passer montanus	2.2	4.05	IV
» »	2.2	3.88	XXII
» »	2.2	3.88	XXIV
Fringilla montifringilla	2.0	3.79	IV
Phoenicurus phoenicurus	1.9	4.12	IV
Muscicapa striata	1.9	4.00	IV
Dendroica petechia	1.7	4.61	XIII
Riparia riparia	1.6	3.93	VI

Виды	Масса яйца, г	Калорийность[2], кдж/г	Источник[3]
Troglodytes aedon	1.4	4.10	XX
Cistotorus palustris	1.1	4.31	XVIII
Poephila guttata	1.0	5.16	XVI

Примечания. [1] Многие оригинальные оценки калорийности, если они были получены на основе химического анализа, пересчитаны нами исходя из удельных калорийностей: протеины — 23.66 кдж/г, жиры—39,78 кдж/г, углеводы—17,58 кдж/г (Ricklefs, 1977); при отсутствии данных о содержании углеводов и золы, содержание их в яйце (без скорлупы) принято 0.7% и 0.8% (Беликов и др., 1975).[2] Приводится калорийность свежего яйца, включая скорлупу.[3] I—Бевольская и др., 1977; II—Беликов, 1975; III — Беликов, 1978; IV — Беликов и др., 1975; V — Беликов, Каменский, 1976; VI — Каменский, 1977; VII — Каменский, Беликов, 1977; VIII — Каменский, Шатенко, 1979; IX — наше измерение; X — Brody, 1945; XI — Cain, 1976; XII — Calder et al., 1978; XIII — Carey et al., 1980; XIV — Case, Robel, 1974; XV — Drent, 1970; XVI — El-Wailly, 1966; XVII — Jones, 1979; XVIII — Kale, 1965; XIX — Kendeigh et al., 1977; XX — Kendeigh et. al., 1956; XXI — Lawrence, Schreiber, 1974; XXII — Mackowicz et al., 1970; XXIII — Norton, 1973; XXIV — Pinowski, 1967; XXV — Romanoff, 1949; XXVI — Ricklefs, 1976; XXVII — Ricklefs, 1977; XXVIII — Schreiber, Lawrence, 1976; XXIX — Tangl, 1903.

Таблица 2

Продолжительность интенсивного синтеза яйца
(по King, 1973; Ricklefs, 1976; Newton, 1977)

Виды	Масса тела, г	Масса яйца, г	Продолжительность синтеза, сут
Неворобьиные			
Gypaetus barbatus	5100	216	8—9
Домашняя утка	3000	80	6—7
Домашняя курица	2500	58	7—8
Larus argentatus	895	82	9—10
Alectoris graeca	650	30	~6
Lophortix californicus	180	10.3	6—7
Streptopelia sp.	150	9.2	5—7
Воробьиные			
Coleus monedula	250	15.2	~5
Sturnus vulgaris	69	7.2	3—4
Agebaius tricolor	46	3.7	3—4
Zonotrichia leucophrys	27	2.4	~4
Melospiza melodia	21	2.3	~4
Parus major	18	1.75	3—4

соответствующие литературные данные в отношении нескольких отрядов птиц и объединили их поотрядно в форме степенных уравнений зависимости i от M (см. ниже).

Очевидно, что полученные нами уравнения для расчета i и t носят предварительный характер, как и наши расчеты T.

Средний размер полной кладки. По литературным данным о средней величине полной кладки у разных видов, мы расчитали степенные уравнения зависимости N от M.

Для некоторых отрядов эти уравнения дают удовлетворительные предсказания размера кладки вида по его массе тела, но для других — менее верное вследствие трех причин: во-первых, в некоторых группах N изменяется с изменением M не плавно, а ступенчато; во-вторых, в некоторых группах очень велика вариация N у видов равной массы; в-третьих, отряды приняты нами в расширительной трактовке, при которой они могут включать таксоны с разной стратегией N. Более дробное подразделение групп пока невозможно из-за недостатка данных, поэтому наши уравнения зависи-

мости N от M имеют целью не прогноз N у конкретных видов, а расчет средневзвешенной продуктивной энергии самок данного отряда с данной массой тела.

Масса яйца. Данные о массе яиц (m) птиц наиболее многочисленны, и уравнения зависимости m от M надежны и могут служить для расчета m конкретных видов. Это определяется и тем, что масса яйца строго контролируется морфологическими возможностями самки и количеством веществ, необходимых для нормального развития эмбриона.

Поскольку есть работа (Rahn et al., 1975), в которой приведены уравнения зависимости m от M у 15 отрядов птиц по данным о 809 видах, нет необходимости рассчитывать новые уравнения, и мы используем уравнения цитированных авторов.

Зависимость продукции и продуктивной энергии от массы тела самок

Масса яйца. Яйцо должно содержать в себе все (кроме родительской заботы), что нужно эмбриону на все время его развития, поэтому, казалось бы, масса яйца должна составлять определенный процент от массы самки. Но, как известно, это не так. Во-первых, масса яйца птиц равной массы тела варьирует у представителей разных отрядов (табл. 3, рис. 1). Во-вторых, в пределах отряда масса яиц возрастает медленнее, чем масса самок (это показывает коэффициент b уравнений $m=aM^b$, в табл. 3, который равен не 1,0, а варьирует от 0,603 до 0,759).

Таблица 3

Масса яйца, его калорийность и затраты энергии самкой на синтез яйца в зависимости от массы тела самки

Отряды, семейства	Масса яйца (m) $m = aM^b$		Удельная калорийность яйца (С), кдж/г[2]	Калорийность яйца, кдж $cm = aM^b$		Затраты энергии на синтез яйца, кдж[3] $cm/e = aM^b$	
	a[1]	b[1]		a	b	a	b
Sphenisciformes	0.633	0.633	(6.2)	3.92	0.633	5.10	0.633
Rheiformes	0.354	0.725	6.4	2.27	0.725	2.94	0.725
Procellariiformes	0.717	0.734	(7.6)	5.45	0.734	7.08	0.734
Ciconiiformes	0.374	0.690	(5.0)	1.87	0.690	2.43	0.690
Anseriformes	0.641	0.673	8.1	5.19	0.673	6.74	0.673
Falconiformes	0.741	0.633	(5.0)	3.70	0.633	4.81	0.633
Galliformes	0.484	0.640	7.0	3.39	0.640	4.40	0.640
Gruiformes	0.697	0.634	(6.0)	4.18	0.634	5.43	0.634
Charadriidae	0.613	0.726	6.8	4.17	0.726	5.41	0.726
Laridae	0.613	0.726	6.3	3.86	0.726	5.01	0.726
Columbiformes	0.206	0.759	4.9	1.01	0.759	1.31	0.759
Psittaciformes	0.234	0.724	(4.1)	0.96	0.724	1.25	0.724
Strigiformes	0.717	0.603	(5.0)	3.58	0.603	4.66	0.603
Coraciiformes	0.629	0.608	(4.1)	2.58	0.608	3.35	0.608
Piciformes	0.560	0.536	(4.1)	2.30	0.536	2.98	0.536
Passeriformes	0.340	0.677	4.1	1.39	0.677	1.81	0.677

Примечания. [1] — коэффициенты a и b уравнений зависимости массы яйца (m, г) от массы тела самки (M, г) (по Rahn et al., 1975); [2] — удельные калорийности (C) заимствованы из табл. I; если C для отряда не известна, она принята как средняя для аналогичных отрядов по степени зрелости птенцов при вылуплении; эти случаи обозначены скобками; [3] — эффективность синтеза (e) принята 0.77 (Brody, 1945).

Так как из яйца с массой m в конце концов вырастает взрослая птица с массой M, то очевидно, что эмбрион крупной птицы получает на старте относительно меньше вещества, чем эмбрион мелкой птицы. Этот парадокс был впервые объяснен С. Броди (Brody, 1945), который утверждал, что масса яйца определяется той мощностью синтеза, какую может развить самка, а эта мощность пропорциональна ее базальному метаболизму. Действительно, коэффициент b степенной зависимости базаль-

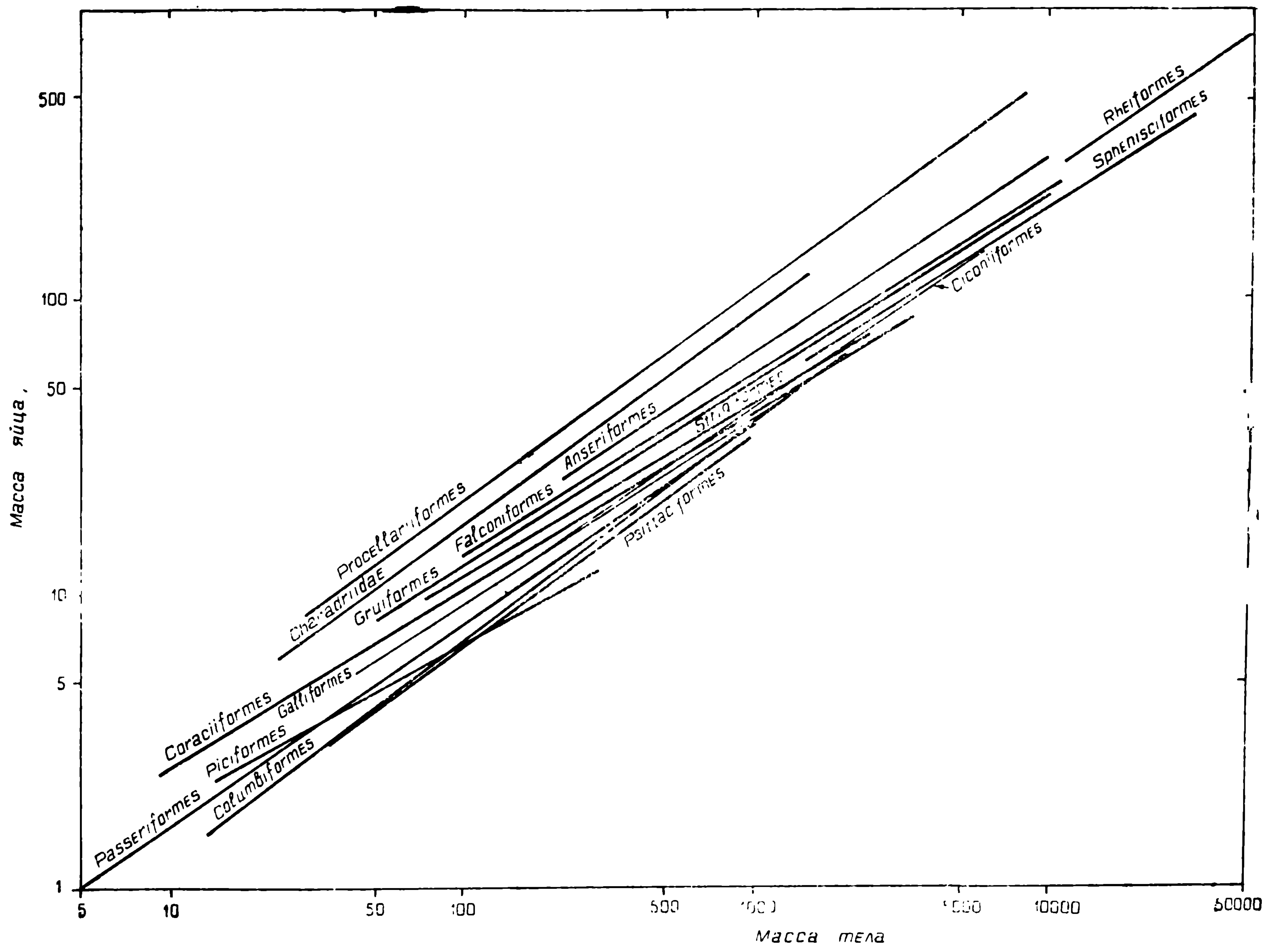


Рис. 1. Зависимости массы яйца от массы тела самок в разных отрядах птиц.

ного метаболизма у птиц от массы их тела варьирует (по разным расчетам) в пределах 0,657—0,735 (Lasiewski, Dawson, 1967, Aschoff, Pohl, 1970, Kendeigh et al., 1977), т. е. подобно зависимости *m* яйца от *M* самки. При одинаковой массе тела самки массы яиц варьируют между отрядами птиц в 3 раза. Самые мелкие яйца (относительно *M* самки) имеют кукушки (Rahn et al., 1975), не представленные в табл. 3 и на рис. 1. Птенцовые (голуби, попугаи, дятлы, воробьиные) имеют мелкие яйца. Самое крупное яйцо у трубконосых, за ними следуют ржанкообразные, пластинчатоклювые, дневные хищники, журавлеобразные.

Содержание энергии в яйце. Зная удельную калорийность яиц *c*, перейдем теперь от их массы к содержанию в них энергии (табл. 3, рис. 2), а далее, зная коэффициент эффективности синтеза *e*— к затратам энергии самкой на синтез одного яйца (табл. 3). Поскольку *c* и *e* не зависят от *M* самки, степенные показатели уравнений зависимости энергии яйца и затрат его на синтез не изменились по сравнению со степенными показателями зависимости *m* от *M*, но различия между отрядами очень информативны (рис. 2).

При одинаковой массе тела самки содержание энергии в яйце варьирует между отрядами в 5 раз, т. е. больше, чем варьирует масса яйца. Попугаи, дятлы, воробьиные и голуби — группы с малым запасом энергии в яйце (относительно массы тела самки). Самки выводковых и полувыводковых несут при той же массе тела яйца, содержащие в среднем в 2,5 раза больше энергии. Среди них наиболее обеспечено энергией яйцо трубконосых, затем пластинчатоклювых и ржанкообразных. Большая обеспеченность энергией эмбрионов ржанкообразных и пластинчатоклювых, возможно, необходима в связи с тем, что птенцы этих видов начинают жизнь во влажной среде, где теплопотери особенно велики. Показательно, что эмбрион не связанных с водой куриных имеет начальный запас энергии в 1,3—1,5 раза меньший, чем эмбрионы пластинчатоклювых и ржанкообразных.

Размер кладки. С увеличением *M* самок в разных отрядах птиц размер кладки изменяется по-разному (табл. 4, рис. 3). У трубконосых, голубей, чаек и куликов число яиц в кладке (*N*) постоянно, не варьируя ни с изменением *M*, ни от вида к виду. У этих отрядов *N* равно 1—4 яйца. Другую стратегию имеют аистообразные, журавли, пастушковые и воробьинные: *N* в этих отрядах совсем (или почти совсем) не зависит от *M* самок, но сильно варьирует от вида к виду.

Совсем иная стратегия у пластинчатоклювых, куриных и сов: с увеличением *M* самок в этих отрядах *N* закономерно медленно снижается (это отражают степенные показатели соответствующих уравнений, имеющие отрицательные показатели чуть меньше $-{}^1/_6$). У дневных хищников *N* также падает с ростом *M*, но очень круто (степенной показатель $-{}^1/_3$).

Масса кладки. Масса полной кладки ($m \cdot N$) в результате различий между отрядами в массе яйца, числе яиц и изменении размеров кладки с изменением массы самки, очень различна при одинаковых *M* в разных отрядах (табл. 4, рис. 4). Показатель *b* соответствующих уравнений варьирует в широких пределах от 0,300 до 0,759; в среднем он ниже, чем показатель зависимости *m* от *M*, и ниже, чем показатель зависимости от *M* базального метаболизма.

При одинаковой *M* масса полной кладки варьирует между отрядами в 8,5 раза. Самая большая масса полной кладки у пластинчатоклювых, далее следуют пастушковые, ржанковые, чайковые и куриные. Голуби, трубконосые и журавли имеют самую маленькую относительно *M* массу кладки. Предельные массы кладок (относительно *M*) имеют самые мелкие представители отрядов. Интересно, что во многих группах показатель $m \cdot N/M$ (отношение массы кладки к массе самки) у самых мелких видов порядка единицы. Так, у пластинчатоклювых он равен 215 г/220 г, у пастушковых 65 г/50 г, дневных хищников 80 г/100 г, куриных 45 г/45 г, сов 53 г/75 г, ржанковых 24 г/23 г, чайковых 30 г/50 г, воробьиных 5 г/5 г.

Продукция и продуктивная энергия самки. Суммарное содержание энергии полной кладки (и полные затраты энергии самкой на ее синтез) сильно варьируют в разных отрядах, и зависимости *qN* и *PE* от *M* существенно различаются (табл. 4, рис. 5). Эти зависимости по степенному показателю сохраняют соответствие зависи-

мости от M базального метаболизма в 6 группах (трубконосые, аистообразные, ржанковые, чайковые, голуби и воробьиные) из 12 исследованных. У пластинчатоклювых и куриных степенные показатели зависимостей qN и PE от M близки к $^1/_2$, т. е. более соответствуют показателям степенных уравнений, описывающих энергию существования птиц при умеренных и низких температурах среды (см. Kendeigh et al., 1977).

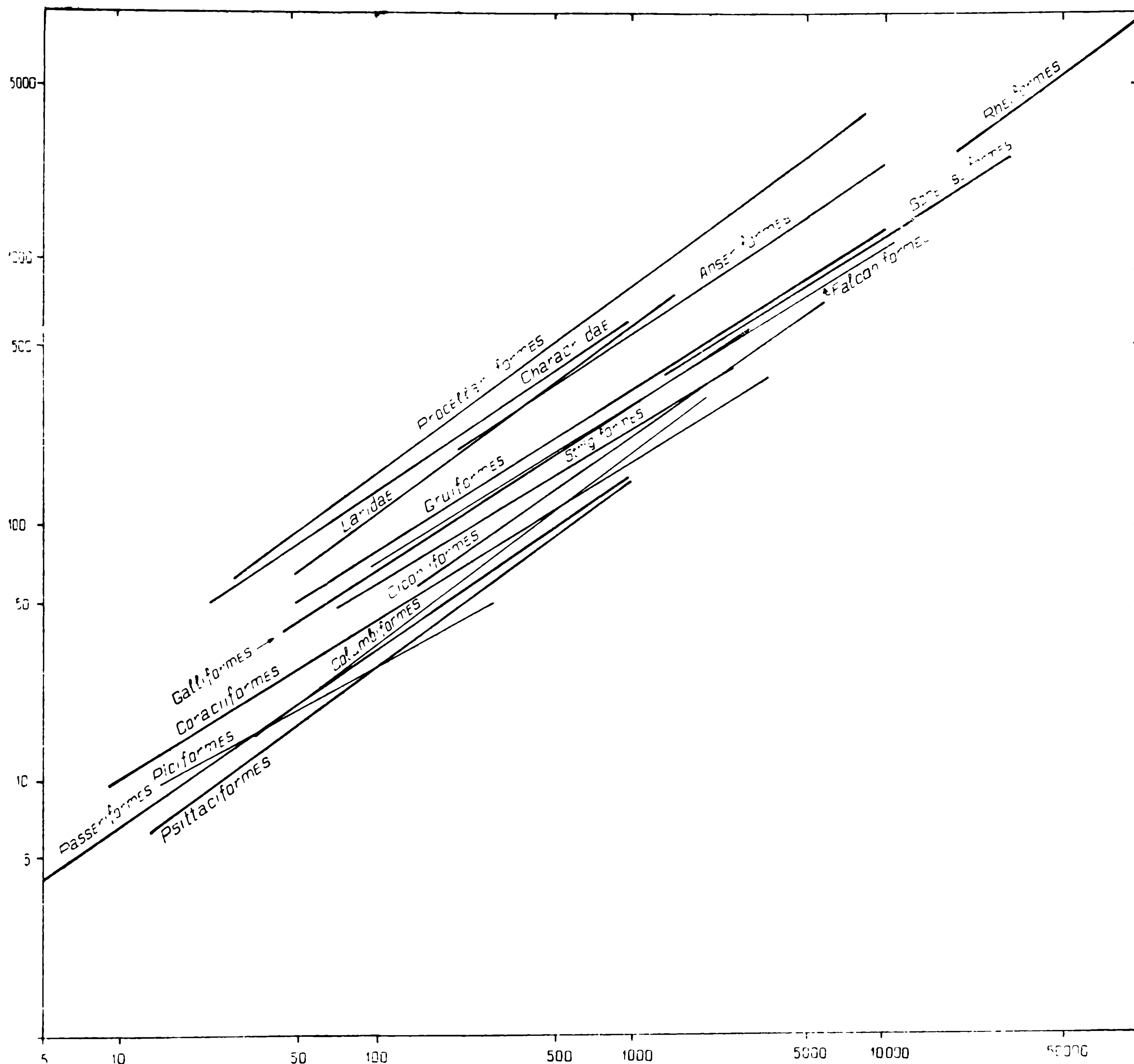


Рис. 2. Зависимости содержания энергии в яйце от массы тела самок в разных отрядах птиц.

В двух отрядах — дневных хищников и сов — степенные показатели еще ниже.

Диапазон колебания между отрядами содержания энергии в кладке при равной массе самок достигает 13 раз, т. е. наибольший из всех рассмотренных показателей. Пластинчатоклювые далеко превосходят всех остальных птиц по содержанию энергии в полной кладке и затратам на нее продуктивной энергии. Затем стоят пастушковые, ржанковые, куриные и чайковые, у которых эти показатели в 1,5—2 раза ниже. Дневные хищники и совы расходуют на синтез кладки количество энергии одного порядка с ржанкообразными и куриными, но крупные в 2—3 раза меньше. Крупные трубконосые расходуют приблизительно столько же энергии, сколько равные им по массе тела совы, дневные хищники и журавли, но мелкие в 4—5 раз меньше. Птенцовые воробьиные и голуби расходуют на полную кладку соответственно

Таблица 4

Размер, масса, содержание энергии в полной кладке и затраты энергии самкой на синтез полной кладки в зависимости от массы тела самки [1]

Отряды, семейства	Размер кладки (N) $N = aM^b$		Масса полной кладки, г $mN = aM^b$		Продукция полной кладки, кдж $cmN = aM^b$		Продуктивная энергия синтеза полной кладки, кдж $cmN/e = aM^b$		Суточная продуктивная энергия самки, кдж/сут $DPE^2 = aM^b$	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
Procellariiformes	1.0[3]	0[3]	0.717	0.734	5.45	0.734	7.08	0.734	2.42	0.630
Ciconiiformes	4.3	0	1.61	0.690	8.05	0.690	10.45	0.690	1.63	0.600
Anseriformes	21.2	—0.156[4]	13.6	0.517	110.16	0.517	143.06	0.517	5.34	0.608
Falconiformes	28.0	—0.333	20.75	0.300	103.75	0.300	134.74	0.300	6.37	0.351
Galliformes	15.2	—0.144[4]	6.0	0.533	42.0	0.533	54.55	0.533	2.51	0.611
Rallidae	7.8	0	5.44	0.634	32.64	0.634	42.39	0.634	3.70	0.603
Gruidae	2.0	0	1.39	0.634	8.34	0.634	10.83	0.634	1.45	0.600
Charadriidae	4.0	0	2.45	0.726	16.66	0.726	21.64	0.726	3.81	0.640
Laridae	3.0	0	1.84	0.726	11.59	0.726	15.05	0.726	2.65	0.640
Columbiformes	2.0	0	0.41	0.759	2.01	0.759	2.61	0.759	0.48	0.700
Strigiformes	11.0	—0.16	7.89	0.443	39.45	0.443	51.34	0.443	7.21	0.378
Passeriformes	5.5	—0.015	1.80	0.652	7.38	0.652	9.58	0.652	1.04	0.652

Примечания. [1] — приведены коэффициенты a и b уравнений вида $y=aM^b$, где M — масса тела самки, г; [2] — DPE рассчитана как cmN/eT; [3] — в такой форме приведены случаи, когда размер кладки не зависит от массы самки; тогда коэффициент равен полной кладке самок любой массы в данном отряде; [4] — согласно Lack, 1968.

в 6 и 12 раз меньше энергии, чем пластинчатоклювые тех же размеров. Голуби расходуют в 1,5—2 раза меньше энергии чем воробьиные тех же размеров.

Суточная продуктивная энергия самки. Этот показатель энергетики самки зависит не только от количества энергии, вложенной в кладку и израсходованной на ее синтез, но и от длительности периода T, в течение которого синтезируется кладка. Варьируя продолжительность периода быстрого синтеза яйца t и интервал времени между откладкой яиц i, самки могут при тех же PE увеличивать или уменьшать свой суточный расход продуктивной энергии.

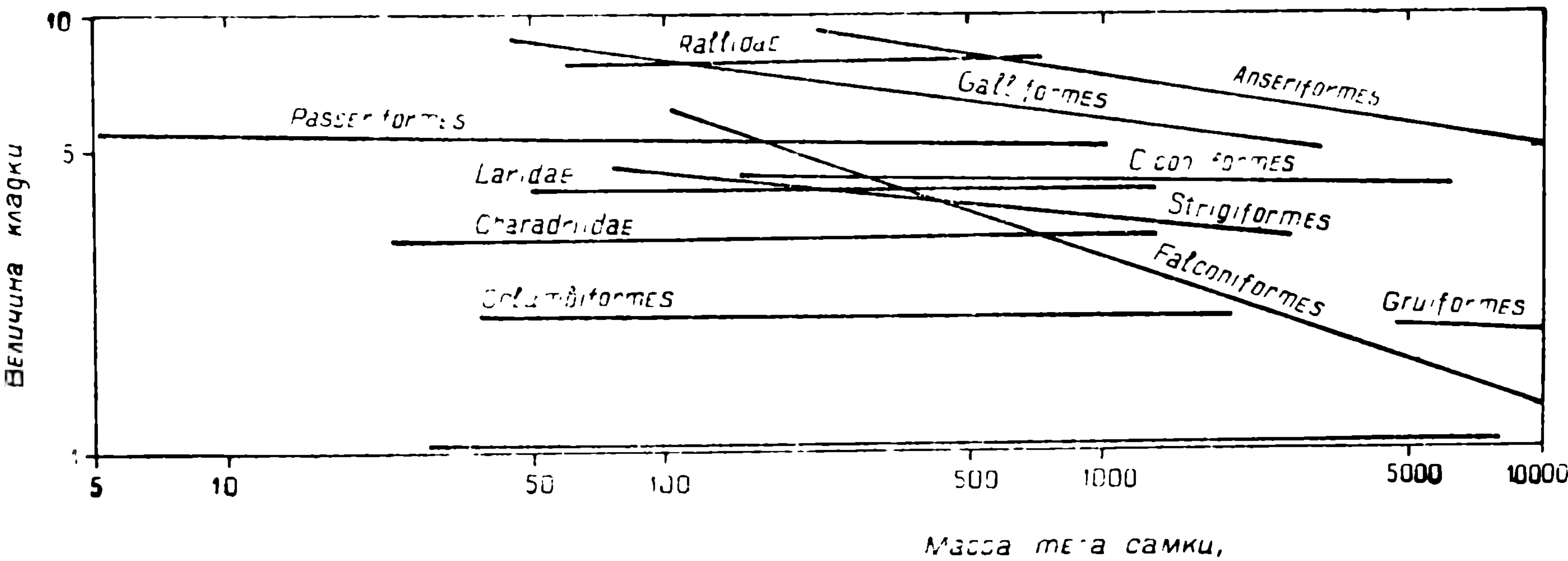


Рис. 3. Зависимости величины полной кладки от массы тела самок в разных отрядах птиц.

Поэтому мы для нескольких отрядов, по которым имеются достаточные материалы, оценили t и i, выяснили их зависимости от M самки, и на основании этих данных и данных о PE рассчитали суточные затраты продуктивной энергии самками при синтезе яиц (DPE). Полученные величины послужили для расчета степенных уравнений зависимости DPE от M (табл. 4, рис. 6). При этом были обнаружены большие различия в стратегии разных отрядов, которые следует пояснить.

Воробьиные, видимо, имеют одинаковые t (4 суток), i (1 сутки) и N (5,24) во всем диапазоне M самок, поэтому T у них составляет 9,24 суток. В результате деления PE на T получаем DPE самки воробьиных: 1,04 $M^{0,652}$ (кдж/сут).

Трубконосые не изучены в отношении продолжительности t, поэтому мы приняли его соответствующим приведенному выше уравнению зависимости t от M у неворобьиных. Так как у птиц этого отряда $N=1$, то зависимость их DPE от M можно оценить, разделив их PE на t: DPE (кдж/сут) = 2,42 $M^{0,63}$, т. е. вдвое выше, чем у воробьиных, и с таким же степенным показателем.

Голуби имеют $N=2$, i у них, судя по литературным данным, не зависит от M и составляет 1 сутки; t мы приняли таким, какое его предсказывает для неворобьиных птиц соответствующее M уравнение зависимости t от M. Тогда в диапазоне вариации M самок голубей T изменяется от 6,6 до 8,2 суток, что дает DPE (кдж/сут) =

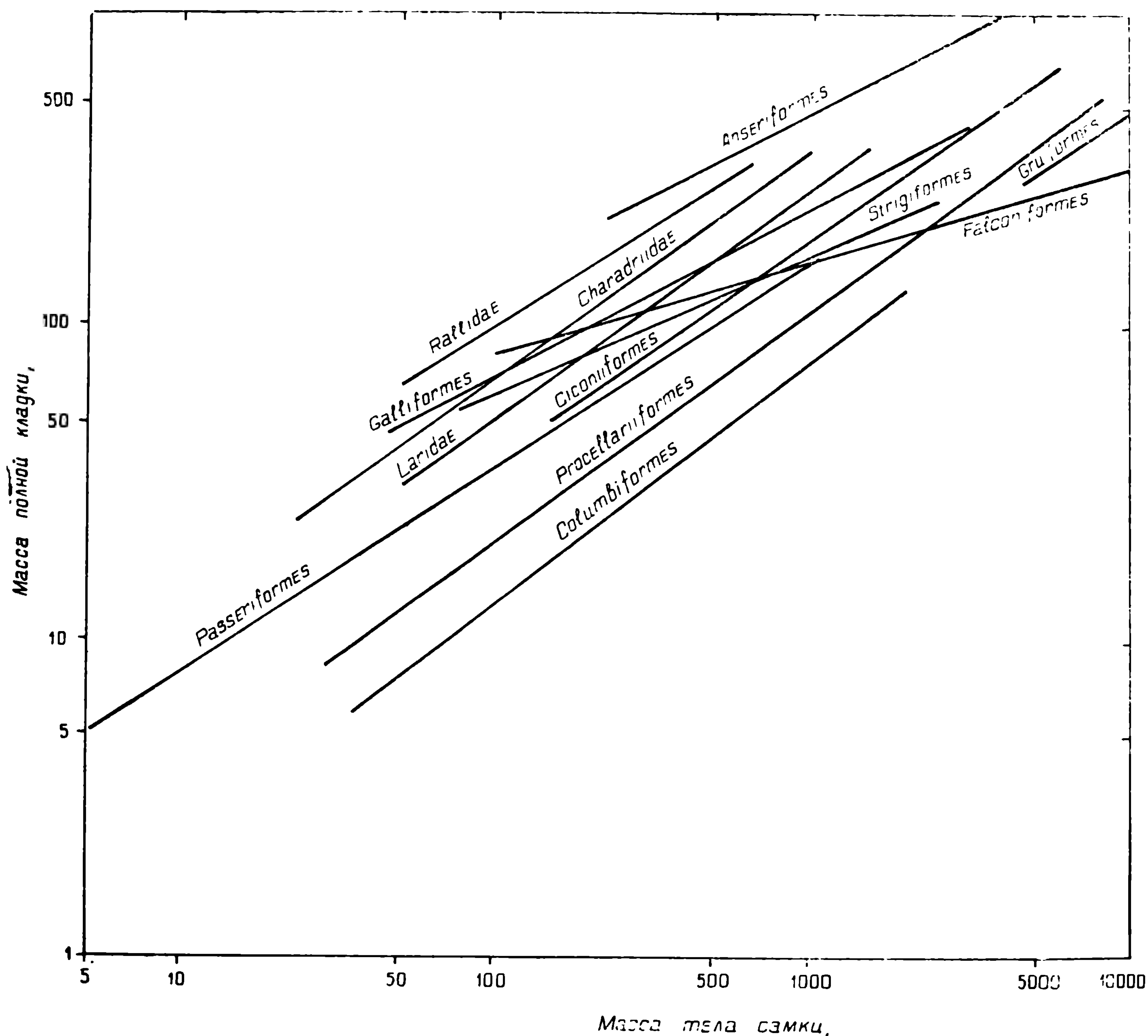


Рис. 4. Зависимости массы полной кладки от массы тела самки в разных отрядах птиц.

= 0,48 $M^{0,700}$. Степенной показатель может оказаться ниже 0,7 в том случае, если i в этом отряде изменяется с изменением M. Пока известно лишь, что одичавшие голуби при размножении зимой на чердаках зданий откладывают второе яйцо через 45 ч после первого (Ангальт, 1978).

Пластинчатоклювые и куриные имеют N, зависящие от M известным нам образом (21,2 $M^{-0,156}$ и 15,2 $M^{-0,144}$); t для них мы принимаем изменяющимся соответственно изменению M (по уравнению); i равным 1 суткам во всем диапазоне масс тела (правда, есть отдельные сообщения, что у самых крупных представителей i может быть несколько больше, но четких данных нет). Рассчитав по этим данным изменения T в диапазоне вариации M, мы затем рассчитали их суточную продуктивную энергию. DPE (кдж/сут) = 5,34 $M^{0,608}$ (пластинчатоклювые), PE = 2,51 $M^{0,611}$ (куриные) — разные по уровню, но сходные по степенным показателям M.

Ржанкообразные имеют N, не зависимое от M (чайковые 3 яйца и ржанковые 4). Интервал между откладкой яиц у мелких и средних птиц этого отряда равен 1 суткам, у крачек и чаек средних размеров интервал 28 ч (Болотников, Калинин, 1975), а у самых крупных он достигает 1,5 суток. По имеющимся данным получено уравнение i (сутки) = 0,5 $m^{0,13}$, использованное для расчетов i. Продолжительность быстрого синтеза яйца t, взятая по уравнению зависимости t от M, должна возрастать в пре-

делах диапазона M самок в отряде от 5 до 7 суток (что меньше, чем одно единственное данное для *Larus argentatus*). По этим оценкам было высчитано изменение T от M, а затем — суточный расход продуктивной энергии: DPE (кдж/сут) $=3{,}81\ M^{0{,}64}$ (ржанковые) и DPE (кдж/сут) $=2{,}65\ M^{0{,}64}$ (чайковые).

Журавлеобразные (в широком понимании отряда) здесь разделены на Rallidae, Gruidae и Otidae вследствие того, что эти группы имеют разные N и i. У пастушковых $N=7{,}8$, $i=1$ сутки и не зависит от M. Известно лишь, что у лысухи Fulica atra (имеющей бо́льшие кладки, чем у большинства видов в группе) интервалы между откладками составляют 1,5—2 суток (Налобин, Федоров, 1978). У Gruidae $N=2$, $i=2$ суток и не зависит от M; возможно, так же у Otidae. Периоды быстрого син-

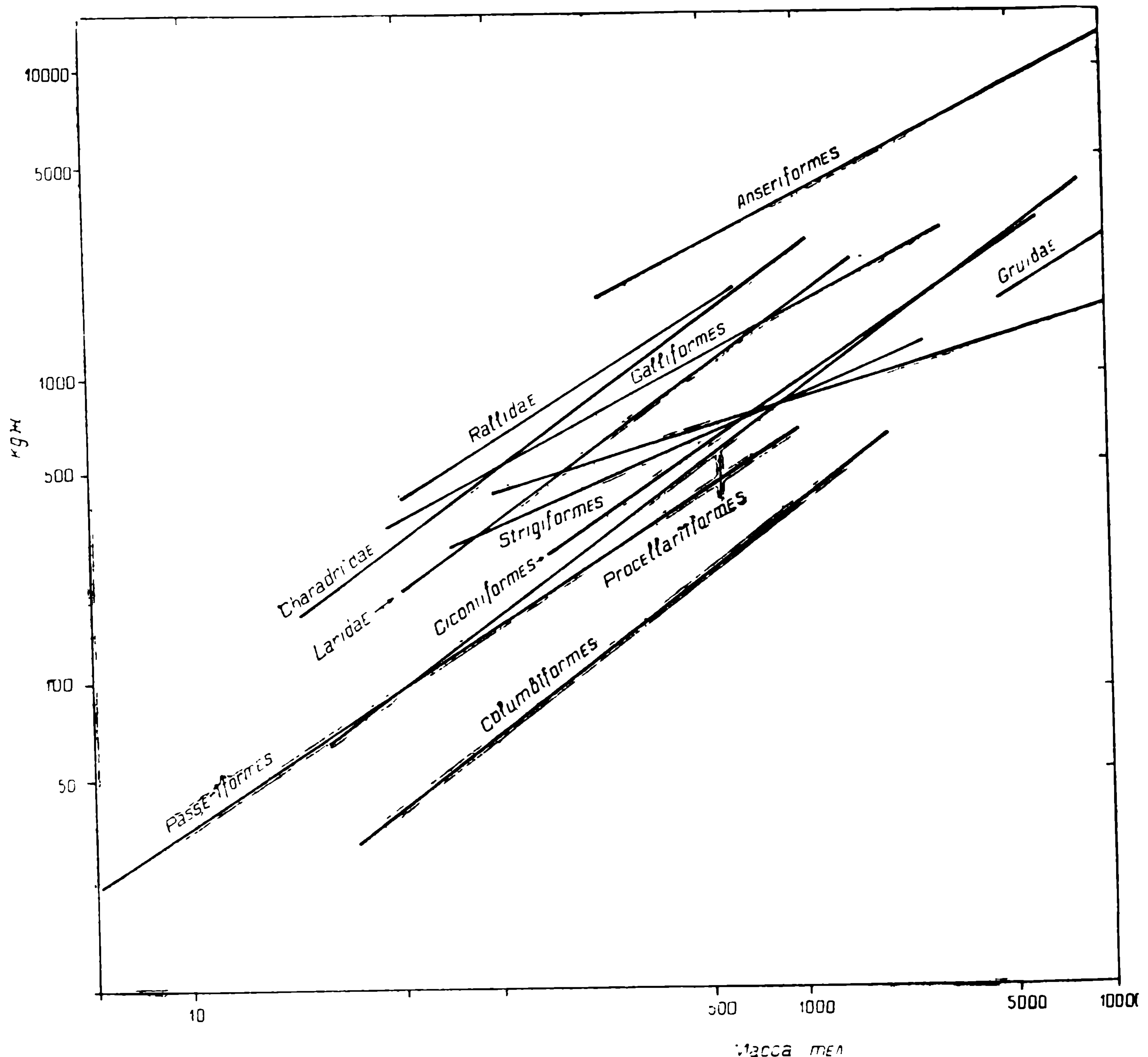


Рис. 5. Зависимости продукции полной кладки (содержания в ней энергии) от массы тела самок в разных отрядах птиц.

теза t для этих групп взяты по уравнению зависимости t от M у неворобьиных птиц. Соответственно, для пастушковых получаем DPE (кдж/сут) $=3{,}70\ m^{0{,}603}$, а для журавлей уравнение, параллельное по степенному показателю, но более низкое! DPE (кдж/сут) $=1{,}45\ m^{0{,}60}$.

Аистообразные имеют $N=4{,}3$, не зависящую от M; изменение t взято по уравнению зависимости t от M. По литературным данным о величине i у аистообразных разного размера рассчитана зависимость i от M: i (сутки) $=0{,}8\ M^{0{,}11}$. На основе этих данных, у аистообразных DPE (кдж/сут) $=1{,}63\ M^{0{,}60}$.

Дневные хищные птицы имеют резкую зависимость N от M: $N=28\ M^{-0{,}333}$, t у этих птиц принято изменяющимся по уравнению для неворобьиных; i зависит от M. Эту зависимость удается расчитать благодаря обильной материалами сводке (Newton, 1977): i (сутки) $=1{,}25\ M^{0{,}05}$. Время быстрого синтеза яйца t принято в этом отряде соответствующим уравнению для неворобьиных. На основе этих данных о T, получено уравнение: DPE (кдж/сут) $=6{,}37\ M^{0{,}351}$. Очень низкий степенной показатель обязан своим появлением крутой зависимости N от M, в этом отряде, не вызывающей сомнений.

Совы имеют зависимость N от M ($N=11{,}0\ M^{-0{,}16}$); t для этого отряда принято в соответствии с уравнением для неворобьиных. В литературе есть достаточное коли-

чество данных, показывающих, что интервал времени между откладкой яиц у сов возрастает с возрастанием M самок. По этим данным рассчитано уравнение: i (суток) $=0{,}25\ M^{0,32}$, отражающее быстрое возрастание i с увеличением M самки. Уравнение предсказывает при минимальной массе совы 75 г интервал 1 сутки, и при максимальной массе 2500 г — 3 суток. По этим данным о T рассчитано уравнение: DPE (кдж/сут) $=7{,}21\ M^{0,378}$. Это уравнение очень сходно с соответствующим уравнением для дневных хищников, но в этих двух отрядах сходство зависимости DPE от M самки достигнуто разными путями: у дневных хищников в первую очередь за счет сокращения N с ростом M, а у сов — увеличением i с ростом M.

Полученные для нескольких отрядов зависимости DPE от M (табл. 4, рис. 6) показывают следующее.

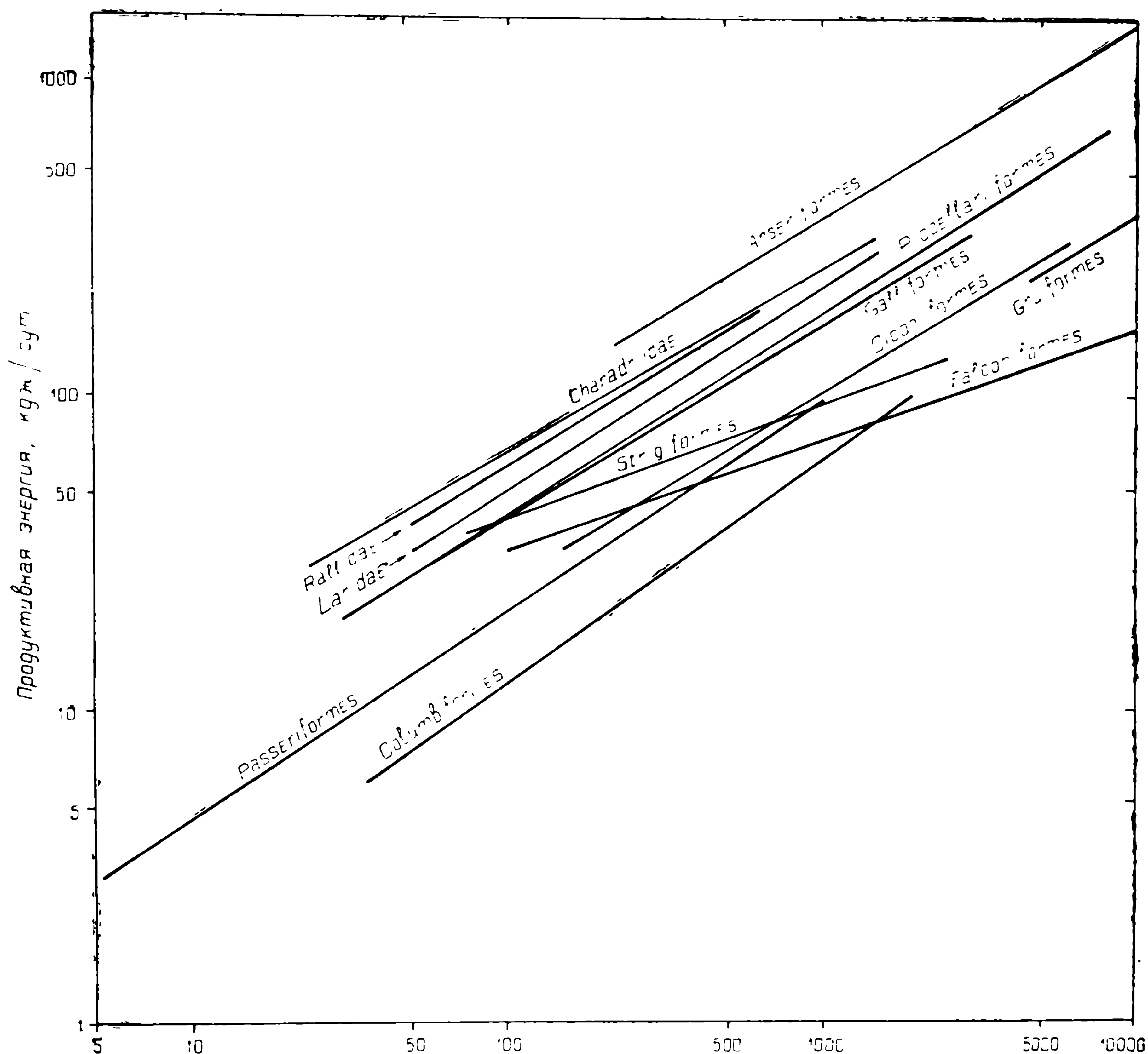


Рис. 6. Зависимости среднесуточного расхода продуктивной энергии при синтезе яиц от массы тела самок разных отрядов.

Во-первых, во всех отрядах (исключая дневных хищных птиц и сов) степенные показатели зависимостей DPE от M варьируют незначительно в пределах от 0,60 до 0,70 вокруг среднего значения 0,69. Диапазон вариации показателей этих уравнений меньше, чем диапазон вариаций уравнений, описывающих зависимости от M массы яйца, кладки, или их калорийностей.

Во-вторых, диапазон вариации уровней DPE при сходных M у самок разных отрядов достаточно велик — в 6 раз. Наибольшей продуктивной энергией при синтезе кладки обладают пластинчатоклювые, ржанковые и пастушковые — все три группы предельно выводковые, после вылупления птенцов расходующие мало энергии на заботу о потомстве и гнездящиеся в таких условиях, при которых птенцы должны быть подготовлены к охлаждающему действию воды. Далее следуют

чайковые, а затем куриные. Последние тоже выводковые, но обитающие в более сухой среде. Расход энергии на синтез яиц ниже у выкармливающих потомство трубконосых, аистообразных, дневных хищников, сов, и особенно у птенцовых воробьиных и голубей.

В-третьих, в двух отрядах — дневных хищников и сов — явно конвергентно и разными путями установилась сходная, но отличная от других отрядов зависимость *DPE* от *M*. Мелкие самки в этих отрядах имеют *DPE* на уровне самок из других отрядов неворобьиных, но с ростом размеров самок их продуктивная энергия у дневных хищных птиц и сов возрастает медленнее, чем у других птиц, и явно медленнее, чем возрастают их базальный метаболизм или энергия существования. Причина этого странного явления нам не ясна; возможно, она как-то связана с особенностями питания хищных птиц, требующего от крупных много энергии для добычи корма птенцам.

Факторы, определяющие зависимость продуктивной энергии самок при откладке яиц от массы их тела

Если усреднить (исключая дневных хищников и сов) отрядные коэффициенты *a* и *b* в уравнениях зависимости *DPE* от *M*, то получаем уравнение: *DPE* (кдж/сут) $=2{,}50\ M^{0{,}63}$.

Ранее (Дольник, Кинжевская, 1980) по всем накопленным в литературе данным о суточном бюджете энергии *(DEB)* свободноживущих птиц было получено уравнение зависимости *DEB* от массы тела птиц: *DEB* (кдж/сут) $=12{,}06\ M^{0{,}63}$. Сопоставление степенных показателей этих двух уравнений отвечает на вопрос о том, что определяет величину ежедневной продуктивной энергии у птиц в период откладки яиц — степенной показатель зависимости этой величины от *M* точно соответствует показателю зависимости от *M* ежедневно усваиваемой птицами при питании энергии. Разделив первое уравнение на второе, получаем, что $DPE=0{,}20\ DEB$. Именно такое соотношение этих показателей было предсказано еще 10 лет назад (Дольник, 1971).

Итак, темп расхода энергии в течение синтеза кладки определяется суточным бюджетом усваиваемой птицей из пищи энергии, и зависит от массы тела пропорционально $M^{0{,}63}$. С другой стороны, зависимости от *M* массы яйца, его энергетического содержания и затрат энергии на его синтез имеют степенные показатели, соответствующие зависимости от *M* базального метаболизма (пропорционально $M^{0{,}72}$). Это показывает, что мощность синтезирующей яйцо системы пропорциональна не потреблению пищи, а мощности базального метаболизма птицы. Разница в степенных показателях зависимостей от *M* суточного бюджета энергии и суточной продуктивной энергии, с одной стороны, и базального метаболизма, с другой, должна приводить к тому, что у крупных птиц по сравнению с мелкими синтезирующей яйцо системе не будет хватать органического материала, поступающего с пищей. Из этого противоречия можно найти несколько выходов. Можно изменять продолжительность периода синтеза каждого яйца (увеличивать этот период с увеличением *M*). Однако этот прием, эффективный для кладок в 1—3 яйца, не эффективен для более крупных кладок, т. к. процессы синтеза последовательных яиц, накладываясь со сдвигом в один день, куммулятивно будут требовать ежедневно столько же энергии, сколько ее необходимо для синтеза одного полного яйца, поэтому для избежания куммулятивного эффекта естественный отбор может по мере роста *M* ограничивать размер кладки все меньшим числом яиц. Это второй путь.

Третий путь избежать куммулятивного эффекта — это с ростом *M* увеличивать интервалы между началом синтеза (и, соответственно, откладкой) каждого следующего яйца.

Выше было обнаружено, что у птиц используются все три указанных пути, причем, в разных отрядах в разных комбинациях, но таких, которые совместно обеспечивают возможность сосуществования еже-

дневной продуктивной энергии, пропорциональной M лишь в степени 0,63 и синтеза яиц, пропорциональных M в степени 0,72.

При сохранении в разных отрядах птиц близких степенных показателей уравнений зависимости ежедневной продуктивной энергии от M, птицы этих отрядов сильно различаются по абсолютной величине *DPE* при одинаковых M. Так как базальный метаболизм и суточный бюджет энергии у птиц разных отрядов варьируют при одинаковых M не более чем в 2 раза (Kendeigh et al., 1977), вариация *DPE* в 6 раз, обнаруженная в настоящей работе, оказывается очень большой.

Эта вариация явно отражает разные стратегии птиц. Выводковые птицы, особенно водные и околоводные, имеют очень большую *DPE* при синтезе яиц потому, что должны обеспечить эмбрион достаточным количеством энергии и веществ для того, чтобы к вылуплению мог сформироваться птенец, сразу способный передвигаться, кормиться и поддерживать тепловой баланс. Очевидно, что истратив много энергии на синтез таких яиц, эти птицы могут тратить меньше продуктивной энергии на заботу о нем. Уже во время высиживания яиц у выводковых теплота метаболизма эмбрионов во второй половине инкубации существенно понижает расход энергии на их согревание самкой (Drent, 1973). Птенцовые птицы, напротив, могут вкладывать в яйцо много меньше энергии и веществ, поэтому их затраты *DPE* на синтез невелики. Но зато на заботу о птенцах они должны расходовать много продуктивной энергии. Как показано в статье Т А. Ильиной и Л. В. Федорянской в настоящем сборнике, у самок зябликов (Fringilla coelebs) при массе тела 20 г затраты энергии на синтез яиц (61,5 кдж) составляют лишь 8,44% от полных затрат продуктивной энергии на строительство гнезда, высиживание, выкармливание и вождение потомства (742,4 кдж).

Эти соотношения интересно сравнить с затратами энергии самкой лысухи (Fulica americana) — выводковой птицы, которой, так же как и зяблику, самец помогает охранять территорию и заботиться о потомстве. Опубликованные бюджеты времени лысухи в гнездовой период (Ryan, Dinsmore, 1979) позволяют рассчитать затраты энергии на гнездовое поведение (расчет сделан нами, с использованием описанных в статье В. Р Дольника в настоящем сборнике коэффициентов пересчета *DTB* в *DEB*; масса тела самки принята 407 г). Оказывается, что у этой птицы затраты энергии на синтез кладки из 9 яиц (2334 кдж) составляют 46,8% полных затрат энергии на размножение (4941 кдж).

Средний расход продуктивной энергии у самки зяблика за период размножения составляет 12,6 кдж/сут, а у лысухи — 83,7 кдж/сут.

Рассчитанное по этим данным о двух видах уравнение полных затрат энергии на размножение (кдж$=112,6\ M^{0,63}$) по степенному показателю точно соответствует уравнению зависимости от M продуктивной энергии синтеза у птиц всех отрядов (!), поэтому можно предположить, что суммарные затраты энергии самкой на размножение варьируют (при равных M) между отрядами не очень значительно, образуя некий бюджет продуктивной энергии размножения. Этот бюджет может распределяться по-разному у разных видов. У выводковых большая его часть может расходоваться на синтез яиц, а у птенцовых — на все формы заботы о потомстве.

Последнее приведенное уравнение зависимости от M бюджета продуктивной энергии размножения, несмотря на то, что оно получено по данным о двух видах, может оказаться эффективным для оценки этого энергетического показателя у разных видов птиц. В пользу неслучайности его коэффициентов говорит, в частности, то, что рассчитанное по данным об этих же двух видах уравнение зависимости от M средней суточной продуктивной энергии за весь период размножения (кдж/сут$=1,9\ M^{0,63}$) по степенному показателю точно соответствует нашему уравнению зависимости от M суточных затрат энергии на синтез яиц, а по уровню предсказываемых им затрат на 22% ниже, что соответствует представлению о том, что у самок максимальные затраты энергии в гнездовом цикле приходятся на период синтеза яиц.

Применение полученных уравнений

Настоящая работа содержит данные, позволяющие рассчитывать продукцию и продуктивную энергию у птиц наиболее популярных в орнитологических работах отрядов, если известны часть или все из таких характеристик, как масса яйца, его удельная калорийность, время быстрого синтеза яйца, интервал времени между откладкой яиц и раз-

мер кладки. Если отсутствуют сведения о некоторых характеристиках, они могут быть вычислены на основе данных, приведенных в табл. 1—4. Если неизвестны все характеристики, расчет осуществляется исходя из массы тела самки и ее систематической принадлежности по уравнениям, приведенным в табл. 3 и 4.

Пользование уравнениями облегчается некоторыми дополнительными сведениями, накопленными наукой о яйце. Если известен объем яйца (V), то его масса равна 1,072 V (Drent, 1967). Если яйцо взвешено не в первый день инкубации, то его ежедневные потери массы (г/сут) равны 0,0151 $m^{0,741}$ (Drent, 1973). Если известны лишь длины его большой (A) и малой (B) осей, то масса такого яйца (свежая) равна 0,662 $A \cdot B^2$ (Stonehouse, 1966; Preston, 1974; Tatum, 1975).

Усредняющее все отряды уравнение зависимости суточной продуктивной энергии самок при синтезе яиц от массы их тела (M, г)

$$DPE,\ \text{кдж/сут} = 2.50\ M^{0.63}$$

видимо, можно применять для оценки средне ожидаемой величины продуктивной энергии у самок (а возможно, и самцов) в течение всего периода размножения или его отдельных этапов.

Но, конечно, главный интерес приведенных в этой работе уравнений в том, что они количественно и взаимосвязанно представляют стратегию гнездовой биологии птиц разных размеров и систематического положения.

Выводы

На основании мировых данных о массе яйца (m, г), его удельной калорийности (c), продолжительности периода быстрого синтеза яйца (t, сутки), размере полной кладки (N) и интервале времени (i, сутки) между откладкой последовательных яиц рассчитаны уравнения зависимости от массы тела самки (M, г) этих показателей, а также массы полной кладки ($m \cdot N$, г), содержания в ней энергии (т. е. продукции PE, кдж) и суточного расхода энергии самкой при синтезе яиц (DPE, кдж/сут) для важнейших отрядов птиц. Зависимости представлены в форме степенных уравнений вида $y = a \cdot M^b$; характеризующие отряды коэффициенты a и b собраны в табл. 3 и 4.

Продукция самки может быть рассчитана по формуле $PE = m \cdot N \cdot c$, а суточная продуктивная энергия по формуле $DEP\quad mNc/t + i(N-1) \cdot e$, если известны входящие в нее величины (e — эффективность синтеза яиц — принята равной 0,77). Если некоторые величины неизвестны, они могут быть заимствованы из табл. 1—4. Если неизвестны все величины, они могут быть вычислены по уравнениям, приведенным в табл. 3 и 4, исходя из массы тела самки и ее систематического положения. В этом случае уравнения дают среднюю ожидаемую величину показателя для самки такой массы тела.

Показано, что мощность синтезирующей системы у самки пропорциональна (в пределах одной систематической группы) мощности ее базального метаболизма. Это определяет то, что масса яйца и его калорийность пропорциональны $M^{0,72}$. Суточная продуктивная энергия самки пропорциональна (в пределах одной систематической группы) мощности ее суточного энергетического бюджета, поэтому DPE пропорциональна $M^{0,63}$. Вследствие расхождений в степенных показателях зависимости потребной для синтеза одного яйца энергии DPE, с ростом M самки испытывают возрастающий дефицит органического материала и энергии для синтеза яйца. Они избегают его, увеличивая с ростом M длительности t и i и (или) сокращая N, причем, в разных отрядах используется разная стратегия.

Средний уровень DPE у птиц предсказывается уравнением DPE (кдж/сут) = 2,50 $M^{0,63}$ и DPE составляет в среднем 20% суточного бюджета энергии.

Затраты энергии на синтез яиц у самок в разных отрядах могут составлять 20% (пластинчатоклювые) — 47% (пастушковые) — 8% (воробьиные) — 4% (голуби) от суммарных затрат энергии на размножение, включающих все формы активностей самки, связанные с обеспечением размножения.

При отсутствии более точных данных приведенное выше уравнение зависимости *DPE* от *M* может быть использовано для оценки средней величины затрат энергии в период размножения.

Приведенные в статье данные позволяют рассчитывать энергетическую цену скрытых процессов у самок в период размножения, которая необходима при пересчете суточного бюджета времени в суточный бюджет энергии.

ЛИТЕРАТУРА

Ангальт В. З. К вопросу о размножении сизого голубя в Камском Предуралье. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1978, с. 21—27.

Бевольская М. В., Дариуш Н. С., Водолажченко С. А. Морфологические особенности и химический состав яиц нанду и эму. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 62—67.

Беликов В. И. Энергетические ресурсы эмбрионального развития сизых голубей. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1975, с. 113—116.

Беликов В. И. Химический состав и энергоресурсы некоторых врановых птиц. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1978, с. 60—65.

Беликов В. И., Болотников А. М., Каменский Ю. Н., Кулигина С. П., Спис Г И. Старикова Т. П. Энергетические ресурсы эмбрионального развития мелких воробьиных. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1975, с. 36—43.

Беликов В. И., Каменский Ю. Н. Химический состав яиц и энергетические ресурсы эмбрионального развития чибиса. — В кн.: Современные проблемы зоологии и совершенствование методик ее преподавания в ВУЗе и школе. Пермь, 1976, с. 187—188.

Болотников А. М., Калинин С. С. Время откладки яиц и характер насиживания в этот период у чайковых (Laridae). — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1975, с. 64—69.

Дементьев Г. П., Гладков Н. А. Птицы Советского Союза. Т. II, М., «Советская наука», 1951, 480 с.

Дементьев Г. П., Гладков Н. А. Птицы Советского Союза. Т. V, М., «Советская наука», 1954, 803 с.

Дементьев Г. П., Гладков Н. А. Птицы Советского Союза. Т. VI, М., «Советская наука», 1954, 792 с.

Долгушин И. А. Птицы Казахстана. Т. I, Алма-Ата, «Наука», 1960, 470 с.

Долгушин И. А. Птицы Казахстана. Т. II, Алма-Ата, «Наука», 1962, 780 с.

Долгушин И. А. Птицы Казахстана. Т. III, Алма-Ата, «Наука», 1970, 640 с.

Дольник В. Р. Величина продуктивной энергии птиц в разные фазы годового цикла. — Экология, 1971, № 5, с. 89—91.

Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (Apus apus) и ласточек (Delichon urbica, Hirundo rustica). — Зоол. журн., 1980, 59, № 12, с. 1841—1851.

Каменский Ю. Н. Некоторые данные о химическом составе яиц береговой ласточки. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 31—34.

Каменский Ю. Н., Беликов В. И. Энергетические ресурсы эмбриогенеза сизой чайки. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977, с. 34—37

Каменский Ю. Н., Шатенко Т. М. О соотношении некоторых веществ и энергетических показателей яиц грача. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, с. 29—31.

Ковшарь А. Ф. Птицы Казахстана. Т. V, Алма-Ата, «Наука», 1974, 480 с.

Корелов М. Н., Ковшарь А. Ф. Птицы Казахстана. Т. IV, Алма-Ата, «Наука», 1972, 367 с.

Налобин Б. С., Федоров А. А. Фенология и успех размножения лысухи на озерах Малый и Большой Кызылкуль в Абакано-Минусинской котловине. — В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1978, с. 57—60.

Панов Е. Н. Птицы Южного Приморья. (Фауна, биология и поведение). Новосибирск, «Наука», 1973, 376 с.

Янушевич А. И., Тюрин П. С., Яковлева И. Д., Кыдыралиев А., Семенова Н. И. Птицы Киргизии. Т. I, Фрунзе, изд. АН Кирг. ССР, 1959, 229 с.

Янушевич А. И., Тюрин П. С., Яковлева И. Д., Кыдыралиев А., Семенова Н. И. Птицы Киргизии. Т. II, Фрунзе, изд. АН Кирг. ССР, 1960, 273 с.

Aschoff J., Pohl H. Rhitmic variations in energy metabolism. — Federation Proceedings. 1970, vol. 29, p. 1541—1542.

Brody S. Bioenergetics and growth. — New York, Reinhold Publishing Company. 1945, 1023 p.
Cain B. W. Energetics and growth for black-bellied tree ducks. — Condor. 1976, vol. 78, p. 124—128.
Calder W. A., Parr C. R., Karl D. P. Energy content of eggs of the brown kiwi Apteryx australis: an extreme in avian evolution. — Comp. Biochem. Physiol. 1978, vol. 60 A, p. 177—179.
Carey C., Rahn H., Parisi Ph. Calorics, water, lipid and yolk in avian eggs. — Condor, 1980, vol. 82, N 3, p. 335—343.
Case R. M., Robel R. J. Bioenergetics of the bobwhite. — Journal of Wildlife Management. 1974. vol. 38, p. 638—652.
Creutz C. Singvogel. — Leipzig — Jena — Berlin, Urania-Verlag, 1971, p. 156—159.
Drent R. H. Functional aspects of incubation in the herring gull (Larus argentatus Pont.). — Leiden, Netherlands, University of Groningen, 1967, p. 1—132.
Drent R. H. Functional aspects of incubation in the Herring gull (Larus argentatus Pont.) Bechaviour, Suppl. 1970, vol. 17, p. 1—132.
Drent R. H. The natural history of incubation. — In: Breeding biology of birds, (ed. D. S. Farner), Washington D. C. National Academy of Sciences, 1973, p. 262—311.
El-Wailly A. J. Energy requirements of egg-laying and incubation in the zebra finch, Taeniopygia castanotis. — Condor, 1966, vol. 68, p. 582—594.
Jones P. J. Variability of egg size and composition in the Great white pelican (Pelicanus onocrotalus). — Auk, 1979, vol. 96, N 2, p. 407—408.
Kale H. W. Ecology and bioenergetics of the Long-billed Marsh Wren Telmatodytes palustris griseus (Brewster) in Georgia salt marshes. — Publ. Nuttall Ornithol. Club. 1965, N 5, p. 142.
Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. — In: Granivorous birds in ecosystems. (ed. J. Pinowski, S. C. Kendeigh). Cambridge university press, 1977, vol. 12, p. 127—204.
Kendeigh S. C., Kramer T. C., Hamerstrom F. Variations in egg characteristics of the House Wren. — Auk, 1956, vol. 73, p. 42—65.
King J. R. Energetics of reproduction in birds. — In: Breeding biology of birds. (ed. D. S. Farner). Washington D. C., National Academy of Sciences, 1973, p. 78—107.
King J. R. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. — In: Avian energetics. (ed. R. A. Paynter). Jr. Nuttall Ornithological Club Publication, Cambridge, Massachusetts, 1974, N 15, p. 4—85.
Lack D. Ecological adaptations for breeding in birds. — London, Methuen and Co, 1968.
Lasiewski R. C., Dawson W. R. A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. — Condor, 1967, vol. 69, N 1, p. 13—23.
Lawrence J. M., Schreiber R. W. Organic material and calories in the egg of the Brown Pelican, Pelicanus occidentalis. — Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 47 A, p. 435—440.
Mackowicz R., Pinowski J., Wieloch M. Biomass production by House Sparrows (Passer d. domesticus) and Tree Sparrows (Passer m. montanus L.) populations in Poland. — Ekol. Polska, 1970, vol. 17, p. 465—501.
Newton I. Breeding strategies in bird of prey. — In: The living birds. Cornell University, Ithaca, New York, 1977, N 16, p. 51—82.
Norton D. W. Ecological energetics of calidridine sandpipers breeding in northern Alaska. — Ph. D. Thesis, University of Alaska, Fairbanks, 1973, 163 p.
Pinowski J. Estimation of the biomass produced by a Tree Sparrows (Passer montanus L.) population during the breeding season. Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa — Krakov, 1967, vol. 1, p. 357—367.
Preston F. W. The volume of an egg. — Auk, 1974, vol. 91, N 1, p. 132—138.
Rahn H., Paganelli C. V., Ar A. Relation of avian egg weight to body weight. — Auk. 1975, vol. 92, N 4, p. 750—766.
Ricklefs R. E. Energetics of reproduction in birds. — In: Avian energetics. Publ. Nuttal Ornithol. Club. 1974, N 15, p. 152—297.
Ricklefs R. E. The chemical composition of the ovary, oviduct, and follicles of the Starling. — Auk. 1976, vol. 93, N 1, p. 184—187.
Ricklefs R. E. Composition of eggs of several bird species. — Auk. 1977, vol. 94, N 2, p. 350—356.
Romanoff A. L., Romanoff A. J. The avian egg. — New York, Wiley, 1949.
Ryan M. R., Dinsmore J. J. A quantative study of the behavior of Breeding American coots. — Auk. 1979, vol. 96, N 4, p. 704—713.
Schreiber R. W., Lawrence J. M. Organic material and calories in Laughing gull eggs. — Auk. 1976, vol. 93, N 1, p. 46—52.
Stonehouse B. Egg volumes from linear dimensions. — Emu. 1966, vol. 65, pt. 3, p. 227—228.
Tangl P. Beitrage zur Energetic der Ontogenese. I. Mitteilung die Entwicklungsarbeit in Vogelei. — Pflugers Arch. Gesampt Physiol. 1903, vol. 93, p. 327—376.
Tatum J. B. Egg volume. — Auk. 1975, vol. 92, N 3, p. 576—580.

T. V. Dolnik and V. R. Dolnik

PRODUCTION AND PRODUCTIVE ENERGY DURING EGG-LAYING PERIOD IN BIRDS

ABSTRACT. — 1. Allometric equations ($y=aM^{b}$) between female body mass (M, g) and egg-mass (m), clutch size (N), duration of rapid synthesis of single egg (t, days), duration of clutch synthesis (T, days) and time interval between eggs laying were calculated for several orders of birds (table 3, 4, fig. 1, 3, 4).

2. Order-specific allometric equations between M and energy content of single egg (table 3, fig. 2), energy content of clutch (table 4, fig. 5), productive energy of single egg (table 3) and productive energy of clutch synthesis (table 4) were calculated by multiplication of (efficiency of syntresis, $e=0{,}77)^{-1}$ and energy content per gramm of whole egg (c, kJ/g from table 1).

3. Daily productive energy of female, DPE, was calculated as: $DPE=c\cdot m\cdot N/e\ (t+ +i\ (N-1))$ (table 4, fig. 6).

4. The slopes of equations for egg mass, energy content of egg and energy expenditure for egg synthesis are close to slopes of equations between body mass and basal metabolic rate, and reflect the power of biosynthetic possibility. The slopes of equations of productive energy and daily productive energy are more close to slope of equation between daily energy budget and body mass, and are correlated with rate of food intake.

5. According data on all orders, DPE (kJ/day) $=2{,}50\ M^{0{,}63}$, or $DPE=0{,}20\ DEB$.

6. Total productive energy of reproduction (including clutch synthesis and cost of parental care) may by related to female body mas as $112{,}6\ M^{0{,}63}$ (kJ), and total daily productive energy as $1{,}9\ M^{0{,}63}$ (kJ/day).

В. Р. Дольник, Т. В. Дольник, С. Н. Постников

КАЛОРИЙНОСТЬ И УСВОЯЕМОСТЬ ОБЪЕКТОВ ПИТАНИЯ ПТИЦ

Работы последних лет показали, насколько эффективно в экологии соединение методов учета численности птиц, выяснение их спектра питания и биоэнергетических методов измерения и расчета энергетических потребностей птиц. Стало ясно, что роль птиц в экосистемах действительно может быть количественно определена двумя встречными путями.

Первый путь начинается с лабораторных измерений потребления энергии птицами в разных условиях и приводит к возможности расчета суточного бюджета энергии. Второй путь начинается с полевых измерений количества и состава кормов, поедаемых птицами, и заканчивается вычислением суточного рациона птиц. Результаты первого пути, полученные в ваттах (или в кдж/птицу сутки), могут быть пересчитаны в рацион, если нам известна удельная калорийность пищевых объектов *(CD)** и коэффициент усвоения пищи *(MEC)*. И наоборот, результаты второго пути могут быть пересчитаны в энергетический бюджет свободноживущей птицы, если нам опять-таки известны *CD* и *MEC*, поэтому для массового и широкого изучения роли птиц в экосистемах необходимо накопление данных по *CD* и *MEC* и приведение их в форму, удобную для широкого использования экологами.

Авторы в последнее десятилетие проводили измерения *CD* и *MEC*, а также собирали соответствующие разрозненные литературные данные. Цель этого сообщения — свести все известные нам сведения о калорийности главных объектов питания птиц, определить средние калорийности главных пищевых групп, границы, в пределах которых варьирует калорийность, и коэффициент усвоения наиболее важных кормов.

Материал и методика

Измерения калорийности проводились нами двумя способами. Первый — прямое определение калорического эффекта при полном сжигании в кислороде навески пищи

* В статье во всех случаях, кроме специально оговоренных, приводится удельная калорийность в кдж/г сухого объекта: 1 кдж $=0{,}239$ ккал.

(1—1,5 г) в венгерском калориметре типа 00-101. Второй метод — химический анализ главных компонентов образца с последующим вычислением суммарной калорийности по известной калорийности компонентов (углеводы — 17,58 кдж/г, жиры — 39,78 кдж/г, растительные белки — 17,58 кдж/г, животные белки — 23,66 кдж/г). При сопоставлении результатов определения калорийности одинаковых объектов двумя методами было обнаружено, что результаты расходятся не более, чем разные определения одним методом. Образцы семян собирали преимущественно на Куршской косе Балтийского моря и на Среднем Урале. Собирали только окончательно вызревшие семена с полноценно развитых растений. Собранные семена высушивали при 60° С и сохраняли в комнатных условиях в течение 0,5—3 месяцев вплоть до анализа. Перед определением калорийности семена очищали от скорлупок и оболочек и для калориметрирования использовалось только содержимое семян. Лишь те семена, которые не очищают вьюрковые, овсянковые и ткачиковые птицы, использовались с оболочкой.*

Перед измерением семена высушивали в течение 3 суток при 60° до постоянного веса. Образцы почек, побегов, бутонов, цветов, плодов, ягод, листьев взвешивали непосредственно после сбора, высушивали (взвешивали вновь для определения содержания воды) и подвергали анализу.

Образцы мелких беспозвоночных собирали, взвешивали, высушивали при 60° С, вновь взвешивали и сжигали в калориметрической бомбе. Удельное содержание воды в образцах вычисляли по разности между свежей сырой массой и массой после высушивания. Усвояемость кормов определяли в опытах с содержащимися в клетках птицами (методы см. Kendeigh, 1967, Дольник и др. 1974, Постников, 1976). Использовано 18 видов овсянковых, ткачиковых и вьюрковых, особенно Fringilla coelebs и F. montifringilla.

Результаты

Семена растений. Как видно из табл. 1, удельная калорийность семян варьирует от 15,9 до 31,4 кдж/г. Вариации определяются содержанием жиров в семенах. Содержат много жира (и поэтому не только более калорийны, но и более варьируют от вида к виду) семена голосеменных, тутовых, кретоцветных, розоцветных, льновых и сложноцветных, поэтому долю этих пищевых объектов в рационе особенно важно установить отдельно, знать их видовой состав и калорийность именно этих видов. Напротив, калорийность в таких семействах, как злаковые, осоковые, бобовые и др. варьирует незначительно и поэтому для расчета рациона знание видового состава этих растений и их видовой калорийности не столь обязательно. У зяблика (Fringilla coelebs) — широкого полифага, потребляющего семена около 200 видов растений, была рассчитана средняя калорийность естественной растительной диеты: 20,9 кдж/г. Видимо, эта цифра может быть использована как среднее значение калорийности диеты многих не узкоспециализированных зерноядных птиц.

Содержание влаги в спелых семенах в природе осенью в умеренном климате (20 видов) составило в среднем 25,6%±1,5%, и варьировало от 9,5% до 35%. Это показывает, что при весовом изучении рациона важно определять содержание влаги в семенах, что легко достигается высушиванием проб в течение нескольких дней при температуре 60° С.

Усвояемость семян птицами варьирует не только в зависимости от вида растения (см. прим. к табл. 1), но и от вида птиц. Так, по нашим измерениям *MEC* для семян подсолнечника (Helianthus annuus L.) — одного из самых предпочитаемых птицами растений — составляла:

Passer domesticus	0,71	Cannabina flavirostris	0,85
Emberiza citrinella	0,79	Cannabina cannabina	0,87
Loxia curvirostra	0,81	Spinus spinus	0,87
Emberiza rustica	0,82	Chloris chloris	0,88
Passer montanus	0,83	Carduelis carduelis	0,88
Serinus canaria	0,83	Carpodacus erythrinus	0,88
Serinus pusillus	0,83	Acanthis flammea	0,88
Fringilla coelebs	0,84, 0,89	Fringilla montifringilla	0,88
Pinicola enucleator	0,84	Pyrrhula pyrrhula	0,91

* В табл. 1, таким образом, приведена удельная калорийность ядер семян; если требуется рассчитать удельную калорийность семян вместе с оболочкой, нужно путем взвешивания установить соотношение масс ядер и оболочек данного вида; удельная калорийность оболочек 17,58 кдж/г.

Таблица I

Удельная калорийность семян некоторых растений, поедаемых птицами [1, 2]

Семейства, виды	Удельная калорийность, кдж/г сухой массы
тип. Голосеменные — Gymnospermae [3]	
Пихта — Abies alba	29.686*
Ель — Picea excelsa Link	22.652*
Ель — Picea abies	25.336*
Лиственница — Larix rossica Ginsky	27.257*
Сибирская сосна — Pinus sibirica Mayr.	30.733*
Сосна лесная — Pinus silvestris L.	27.383
Европейский кедр — Pinus cembra	30.398*
Кедровый стланик — Pinus pumila [4]	31.528*
тип. Покрытосеменные — Angiospermae	
сем. Злаковые — Gramineae	
Кукуруза — Zea mays L.	18.088*
Просо — Panicum miliaceum L.[5]	18.465
Щетинник — Setaria virigis P. B.*	18.716*
Канареечник — Digraphis arundinacea Trin.[6]	18.381*
Тимофеевка — Phleum pratense L.	20.349
Овес — Avena sativa L.[6]	19.428
Костер безостый — Bromus sp.	18.800*
Пырей — Agropogon sp.	17.041*
Рожь — Secale cereale L.	18.590*
Пшеница — Triticum alstivum L.[7]	18.716*
Ячмень — Hordeum vulgare L.	17.669*
сем. Осоковые — Cyperacea	
Осока — Carex sp.*	21.814
сем. Ивовые — Salicaceae	
Тополь черный — Populus nigra L.	23.740
сем. Березовые — Betulaceae	
Береза — Betula sp.*	23.028*
Береза бородавчатая — B. verucosa Ehrh.[8]	21.563*
Орешник — Corelus avellana *	30.900*
Ольха — Alnus incana Mnch *	22.024*
Ольха черная — Alnus glutinosa *	22.024*
сем. Буковые — Fagaceae	
Бук — Fagus silvatica	28.639*
Дуб — Quercus robur L.	18.716*
Дуб — Q. petraea	17.711*
сем. Вязовые — Ulmaceae	
Вяз — Ulmus laevis	23.656
сем. Тутовые — Moraceae	
Конопля — Cannabis sativa L. [9]	30.272
сем. Крапивные — Urticaceae	
Крапива — Urtica dioica L.	16.078
сем. Гречишные — Polygonaceae	
Щавель — Rumex crispus L.	20.056*
Птичья гречишка — Polygonum aviculare L.	19.469
Гречиха — Fagopyrum sagittatum Gilib.	17.167

Семейства, виды	Удельная калорийность, кдж/г сухой массы
сем. Лебедовые — Chenopodiaceae	
Марь белая — Chenopodium album L.[10]	20.014
Лебеда раскидистая — Atriplex patula L.	20.600
сем. Щирицевые — Amaranthaceae	
Щирица — Amaranthus retroflexus L.	19.344*
сем. Гвоздичные — Caryophyllaceae	
Мокрица — Stellaria media Vill.	18.841
Ясколка — Cerastium caespitosum Gilib.	18.339
сем. Маковые — Papaveraceae	
Мак — Papaver rhocas L.*	26.378
сем. Крестоцветные — Cruciferae	
Крупка — Draba nemorosa L.	26.169*
Капуста — Brassica oleracea L.	25.541
Рапс — Brassica napus L.[11]	31.193*
Клоповник — Lepidum ruderale L.	22.652
Ярутка — Thlaspi arvense L.	25.038
Пастушья сумка — Capsella bursa pastoris (L.) Moench.	26.922
сем. Розоцветные — Rosaceae	
Яблоня — Molus sp.*	26.420
Рябина — Sorbus aucuparia L.*	26.211
Ежевика — Rubus caesius L.	19.804*
Гравилат — Geum sp.	23.824*
Шиповник — Rosa sp.	23.824*
сем. Бобовые — Leguminosae	
Донник белый — Melilotus albus Desr.	19.637*
Клевер ползучий — Trifolium repens L.	21.814
Клевер луговой — Trifolium pratense L.	20.851*
Чечевица — Leus culinaris Medic.	18.548*
Горох — Pisium sativum L.	18.423*
сем. Льновые — Linaceae	
Лен — Linum usitatissimum L.[12]	29.811*
сем. Молочайные — Euphorbiaceae	
Молочай — Euphorbia sp.	22.526*
сем. Шишковые — Empetraceae	
Вероника — Empetrum nigrum L.	20.809*
сем. Кленовые — Aceraceae	
Клен — Acer saccharinum L.	20.223*
Клен — Acer negundo L.	20.474
Клен — Acer pseudoplatanus	21.270*
Клен — Acer platanoides	24.410*
Клен — Acer campestra	23.238
сем. Липовые — Tiliaceae	
Липа — Tila cordata Mill.	24.243

Семейства, виды	Удельная калорийность, кдж/г сухой массы
сем. Зонтичные — Umbelliferae	
Пастернак — Pastinaca sativa L.	25.499*
сем. Вересковые — Ericaceae	
Подбел — Andromeda polifolia L.	23.028*
сем. Брусничные — Vaccinaceae	
Брусника — Vaccinium vitis idea L.	24.410*
Черника — Vaccinium myrtillus L.	24.416*
сем. Масличные — Oleaceae	
Сирень — Syringa vulgaris L.	24.913
Ясень — Fraxinus nigra Marsh.	23.573*
Ясень — Fraxinus excelsior	23.908*
сем. Бурачниковые — Borraginaceae	
Медуница — Pulmonaria obscura Dum.	19.972
сем. Вербеновые — Verbenaceae	
Вербена — Verbena sp.	22.987*
сем. Губоцветные — Labiatae	
Пустырник — Leonurus villosus	24.201*
сем. Норичниковые — Scrophulariaceae	
— Datura stramonium L.	24.619*
сем. Подорожниковые — Plantaginaceae	
Подорожник большой — Plantago major L.	22.987
Подорожник ланцетовидный — Plantago lanceolata L.	21.772
сем. Маренные — Rubiaceae	
Подмаренник — Galium verum L.	19.763
сем. Сложноцветные — Compositae	
Подсолнечник — Helianthus annuus L.[13]	31.402
Полынь горькая — Artemisia absindicum L.[14]	24.871
Полынь обыкновенная — Artemisia vulgaris L.	23.112
Лопух большой — Arctium majus Bernk.	23.824
Репейник — Arctium tomentosum Mill.	20.851*
Чертополох курчавый — Carduus crispus L.	28.051
Бодяк — Cirsium lanceolatum Scop.	28.178*
Бодяк огородный — Cirsium oleraceum Scop.	25.750
Козлобородник луговой — Trogopogon pratense L.	28.051
Одуванчик — Taraxacum officinale[15]	23.908
Осот огородный — Sonchus oleraceus	25.750

Примечания: [1] — звездочка после названия вида отмечает семена, анализированные вместе с оболочкой; [2] — звездочка после числа указывает данные, заимствованные из работ: Афанасьев, Передельник, 1966; Андреев, 1977; Brooks, 1968; Grodzinski, Sawicka-Kapusta, 1970; Kendeigh, West, 1965; West, Meng, 1966; West, 1973; Wilson, 1971; [3] — *MEC*=0.80 (Fringilla coelebs); [4] — *MEC*=0.82 (Nucifraga caryocatactes); [5] — *MEC*=0.84 (Fringilla coelebs); [6] — *MEC*=0.84 (Fringilla coelebs); [7] — *MEC*=0.76 (Columba palumbus); [8] — *MEC*=0.70 (Acanthis flammea); [9] — *MEC*=0.89 (Fringilla coelebs); [10] — *MEC*=0.77 (Acanthis flammea), 0.66 (Fringilla montifringilla), 0.92 (Spinus spinus), 0.83 (Cannabina cannabina), 0.56 (Chloris chloris), 0.71 (Passer montanus), 0.78 (Emberiza citrinella); [11] — *MEC*=0.79 (Fringilla coelebs); [12] — *MEC*=0.77 (Fringilla coelebs); [13] — *MEC*=0.84 (Fringilla coelebs), 0.76 (Passer domesticus), 0.79 (Emberiza citrinella), 0.81 (Loxia curvirostra), 0.82 (Emberiza rustica), 0.83 (Passer montanus, Serinus pusillus, Serinus canaria), 0.84 (Pinicola enucleator), 0.85 (Cannabina flavirostris), 0.87 (Cannabina cannabina, Spinus spinus), 0.88 (Chloris chloris, Carduelis carduelis, Carpodacus erythrinus, Acanthis flammea, Fringilla montifringilla), 0.89 (Fringilla coelebs), 0.91 (Pyrrhula pyrrhula); [14] — MEC=0,70 (Acanthis flammea), 0.74 (Spinus spinus), 0.59 (Cannabina cannabina), 0.26 (Passer montanus); [15] — *MEC*=0.73 (Fringilla coelebs).

МЕС несколько варьирует у одного и того же вида птиц на семенах одного и того же вида растений в зависимости от длины кормового дня, температуры среды и сезонного состояния птицы (Постников, 1976). Полный диапазон обнаруженных вариаций *МЕС* семян составляет от 0,55 до 0,92. Однако, обычно вариации *МЕС* семян не выходит за пределы 0,76—0,87; по всем имеющимся данным (21 вид зерноядных птиц, семена 20 видов растений) усвояемость семян в среднем составляет 0,80. Это значение может быть принято для смеси семян естественной полноценной диеты птиц.

Ягоды. Калорийность сочных плодов нескольких видов растений приведена в табл. 2. В зависимости от специализации, одни виды птиц потребляют плоды целиком, другие поедают мякоть плода, а третьи — только содержащиеся в них семена. *CD* семян из ягод приведена в табл. 1, а в табл. 2 приведены *CD* полных ягод. *CD* полных ягод варьирует от 18,46 до 26,08 кдж/г, и в среднем может быть принята равной 20,34 кдж/г.

Таблица 2

Удельная калорийность плодов (мякоть с семенами) некоторых видов растений, поедаемых птицами

Виды растений	Удельная калорийность, кдж/г сухой массы
Яблоня — Molus sp.	19.89
Рябина — Sorbus aucuparia L.	19.97
Боярышник — Crategus sp.	19.80
Ежевика — Rubus caesius L.	18.76
Шиповник — Rosa sp.	18.46*
Вороника — Empetrum nigrum L.	21.44*
Брусника — Vaccinium vitis-idea L.	21.10*
Черника — Vaccinium myrtillus L.	21.10*
Клюква — Oxycaccus quadripetalus Gilib.	17.08
Бузина черная — Sambucus nigra	20.05
Бузина кистистая — Sambucus racemosa L.	26.08

Примечание. Звездочкой помечены данные, заимствованные из литературы (Афанасьев, Передельник, 1966, Андреев, 1977, West, 1973).

Если данным видом птиц усваивается только одна мякоть плода, ее *CD* можно рассчитать, определив соотношение масс мякоти и семян в плоде, и, зная из табл. 1 и 2 *CD* семян и плода. Содержание воды в ягодах варьирует от 54 до 88% (в среднем 80%), поэтому при определении рациона питающихся ягодами птиц совершенно необходимо устанавливать содержание воды в пробах ягод. Коэффициент усвоения мякоти ягод *МЕС* равен 0,32.

Другие части растений. Калорийность некоторых поедаемых птицами частей растений и их усвояемость (в основном тетеревиными и гусями) сведены в табл. 3. В среднем *CD* равен 34,25 кдж/г и варьирует не сильно.

Птицы не имеют мощной кишечной флоры, помогающей расщеплять целлюлозу, поэтому МЕС вегетативных частей растений у них ниже, чем у травоядных млекопитающих, и в среднем равен 0,34 (приводимые в литературе значения *МЕС* 0,40—0,45 относятся к случаям, когда сами авторы считали эту цифру заведомо завышенной; случаи, когда *МЕС* был ниже 0,25, относятся к питанию непригодной для вида пищей). Так как *МЕС* у разных видов и на разных растениях низкий и может варьировать на 30%, то при расчете энергетики растительноядных птиц по количеству потребленной ими пищи или при обратных расчетах, важно экспериментально устанавливать МЕС. Содержание воды в почках 51%, в побегах 38%, и в зелени — 18—82%, в среднем 75%. Содержание воды в этих частях следует устанавливать при каждом исследовании.

Водные беспозвоночные. По калорийности водных беспозвоночных существует обширная гидробиологическая литература. Так как число видов велико и привести их все в рамках статьи невозможно, ограничимся сводной таблицей по группам (табл. 4). Среднее значение

Таблица 3

Удельная калорийность и коэффициенты усвоения некоторых поедаемых птицами частей растений

Растения и их	Удельная калорийность, кдж г	*МЕС* и вид птицы
Хвойные		
хвоя (Pinus silvestris)*	22.32	0.34 (Tetrao urogallus)
побеги (Larix daurica)	21.08	0.30 (Tetrao parvirostris)
(Pinus silvestris)*	22.02	
веточки (Larix daurica)	22.32	0.30 (Tetrao parvirostris)
пыльники (Pinus silvestris)	23.45	0.30 (Fringilla coelebs)
Цветковые		
листья (несколько видов культурных растений)	20.93	0,30
побеги (Chosenia arbutifolia)*	20.87	0.36 (Lagopus mutus)
побеги с цветочными почками (Salix schwerini)*	20.72	0.36 (Lagopus sp.)
почки (Salix sp.)	20.56	
(Alnus crispa)*	23.03	
(Betula glandulosa)*	23.49	0.33—0.45 (Lagopus sp.)
(Populus tremula)	23.57	
мужские сережки (Betula sp.)	23.24	
(Alnus crispa)	22.56	
цветы (Rosa sp., Malus sp., Vaccinium sp.)*	18.84	0.31 (Lagopus sp.)
разнотравье (смесь)*	17.67	0.33 (Anser anser)*
(посевы злаков)*	18.67	0.34 (Branta leucopsis)
(ячмень, плевел)*	19.13	0.34 (Anser erythropus)

Примечание. Звездочкой помечены заимствованные данные (Андреев, 1973, 1974, 1980, Т. Д. Воробьева, настоящий сборник, Ebbinge et al., 1975, Moss, 1973, Owen, 1972, West, 1968, 1973, West, Meng, 1966).

Таблица 4

Удельная калорийность водных беспозвоночных

Группы	Удельная калорийность, кдж/г сухой массы	Содержание воды, %	Источник
Черви (3 вида)[1]	22.11 (21.52—22.78)		Prus, 1970
Ракообразные (7 видов)[2]	17.80 (17.60—29.31)	79.5	Ricklefs, 1974
Моллюски (4 вида)	17.80 (16.87—23.74)	80	Wallwork, 1975, Полищук и др., 1978
Личинки водных насекомых (19 видов)[3]	20.82 (10.89—29.12)	81	Ольшванг, 1980, Ashkenazie, Safriel, 1979

Примечания. [1] — Коплин с соавторами (Koplin et al., 1980) приводят для Lumbricidae удельную калорийность 19.34 кдж/г сухой массы; [2] — *МЕС* ракообразных 0.87 (Ricklefs, 1974); [3] — в том числе Chironomidae 20.0, мелких Diptera 23.9, Tipula 21.9.

CD для водных беспозвоночных равно 20,22 кдж/г сухой массы. Коэффициенты усвоения птицами водных беспозвоночных почти неизвестны.

Наземные беспозвоночные. Главные группы наземных беспозвоночных, поедаемых птицами, — это малощетинковые черви, пауки и насекомые. Калорийность дождевых червей (4 вида) по нашим измерениям была 19,85 кдж/г сухой массы. У птенцов скворца (Sturnus

vulgaris) коэффициент усвоения пищи состоявшей преимущественно из дождевых червей, составлял 0,60 (Westerterp, 1973).

Пауки. Калорийность пауков (Arachnoidea, 5 видов) 23,53 кдж/г сухой массы, их усвояемость зябликами (Fringilla coelebs) была 0,65.

Насекомые. Данных по калорийности и коэффициенту усвоения насекомых значительно больше (табл. 5). Так как калорийность измерена менее чем у 0,1% видов фауны насекомых СССР, эти данные пока не позволяют оценивать калорийность рациона на видовом уровне, но позволяют делать оценки на уровне самых многочисленных отрядов. При таком подходе не обнаруживается достоверных различий между отрядами. В среднем по всем данным калорийность наземных насекомых составляет: яйца ($n=2$) — 22,61 кдж/г сухой массы, личинки ($n=25$) — 23,24 кдж/г сухой массы, куколки ($n=4$) — 22,48 кдж/г сухой массы и имаго ($n=23$) — 23,24 кдж/г сухой массы, или, объединив все данные на повидовой основе ($n=62$) — 23,4±0,29 кдж/г сухой массы.

Таблица 5

Удельная калорийность и коэффициенты усвоения птицами некоторых насекомых[1]

Отряды, стадии развития	Число видов	Удельная калорийность, кдж/г сухо массы	Коэффициент усвоения пищи
Collembola	3	20.60	
Trichoptera	1	20.01	
Megaloptera, личинки	1	21.81	
Orthoptera, имаго	3	22.48	
Homoptera, имаго	4	23.61	0.69[2]
Hemiptera, имаго	1	23.03	
Isoptera, имаго	1	25.33	
Lepidoptera, гусеницы	12	24.03	0.75[3]
куколки	3	21.14	0.71[3]
имаго	5	24.41	
Coleoptera, яйца	2	22.57	
личинки	9	24.20	0.84[4]
предкуколки	2	27.59	
куколки	1	23.87	
имаго	4	23.14	
Hymenoptera, личинки	2	23.66	0.72[3]
имаго	2	22.78	
Tenthredinidae, личинки	2	22.02	0.72[3]
Diptera, имаго	14	22.34[5]	0.66[6]
Chironomidae, имаго	3	20.27	0.77[3]

Примечания. [1] — помимо оригинальных измерений *CD* использованы мировые данные из работы Ольшванг, 1980. Данные о *MEC* у трех видов птиц заимствованы из работ (Gibb, 1957; Schwartz, Zimmerman, 1971; Theberge, West, 1973; Ashkenazie, Safriel, 1979); [2] — Spiza americana на Cicadellidae; [3] — Fringilla coelebs; [4] — Anthus cervina — 0.82, Parus major — 0.81, P. palustris — 0.87, P. ater — 0.86. Aegithalos caudatus — 0.84; [5] — в том числе: Brachicera — 22.23, Tipulidae — 21.51, Culicidae — 21.23 кдж/г; [6] — птенцы Lagopus mutus; *MEC* смеси Orthoptera, Coleoptera и Lepidoptera у хищников Elanus leucurus и Falco sparverius был равен 0.861 (Koplin et. al., 1980); а смеси личинок и имаго Coleoptera, Diptera и Collembola у кулика Calidris pusilla был 0.80 (Ashkenazie, Safriel, 1979).

Содержание воды в насекомых составляет: активные личинки ($n=8$) — 80,0%, зимующие личинки ($n=2$) — 73,3%: куколки ($n=1$) — 71,8%, активные имаго ($n=17$) — 61,9±1,5, зимующие имаго ($n=2$) — 50,4%. Широкая вариация воды у насекомых (48—90%) не позволяет использовать сырую массу для вычисления калорийности рациона, однако, учитывая, что в большинстве случаев птицы питаются большим набором насекомых, в умеренном климате в некоторых случаях может оказаться возможным пользоваться калорийностью сырой биомассы насекомых, которая в таком случае составит: активные личинки — 4,61 кдж/г сырой массы, активные имаго — 8,79 кдж/г сырой массы.

Коэффициент усвоения насекомых варьирует как в зависимости от видов насекомых (например, по нашим измерениям у F. coelebs *MEC* составляет при питании

хирономидами	—0,77	куколками бабочек	—0,71
личинками жуков	—0,77	полужесткокрылыми	—0,69
личинками бабочек	—0,75	мухами	—0,67),
личинками пилильщиков	—0,72		

так и в зависимости от вида птиц. Например, по нашим измерениям и измерениям Джиба (Gibb, 1957) при питании личинками Tenebrio molitor, коэффициент усвоения составляет:

Fringilla coelebs	—0,77	Aegithalos caudatus	—0,84
Parus major	—0,81	Parus ater	—0,86
Anthus cervina	—0,82	Parus palustris	—0,87
Parus caeruleus	—0,84		

В среднем по данным о разных видах насекомых, поедавшихся разными видами птиц, *MEC* составляет для личинок 0,74, куколок 0,71 и имаго (исключая хирономид) — 0,68.

Позвоночные животные. Наиболее обширные данные имеются по калорийности рыб, которая варьирует от 21,35 до 28,05 кдж/г в зависимости от содержания жира * Данные об амфибиях и рептилиях очень невелики.

В отношении первых это, вероятно, не столь существенно, так как среди них не известны виды, накапливающие в теле много жира. Рептилии имеют жировые тела, и поэтому *CD* их может варьировать, но все же в более узком диапазоне по сравнению с *CD* млекопитающих и особенно птиц. В табл. 6 в отношении птиц и млекопитающих мы использовали преимущественно данные по калорийности мелких животных, так как крупные виды не поедаются птицами целиком. В отношении птиц целесообразно отдельно привести калорийность их яиц и птенцов, т. к. они имеют большое значение в питании хищников. Поскольку птицы в некоторые сезоны (миграции, зимой) могут накапливать жировые резервы, достигающие 50% массы тела, мы приводим калорийность птиц в обычном состоянии и в состоянии крайней жирности раздельно. Так как у позвоночных животных содержание воды в теле варьирует не столь широко, как у многих беспозвоночных, калорийность сыро ймассы тела позвоночных достаточно устойчивая величина, поэтому она приведена в табл. 6.

Таблица 6

Удельная калорийность и усвояемость птицами позвоночных животных[1]

Классы, стадии развития	Число видов	Удельная калорийность		Содержание воды, %	*MEC*[2]
		кдж г сырой массы	кдж/г сухой массы		
Pisces	41	5.61	22.15±0,38 (21.35—28.05)	74.1	0.81
Amphibia	6	3.76	17.17	78.0	0.78
Reptilia	3	5.90	19.68	70.0	(0.74)
Aves, среднее	54	7.70	23.32±0.67 (18.00—37.26)	67.0	0.74 0.78
яйца					
птенцовых	23	4.61	21.73	79.6	0.78
выводковых	9	6.99	25.75	63.2	0.78
птенцы					
птенцовых	6	5.23	21.77	76.0	0.76
выводковых	3	6.70	21.35	68.2	0.76
взрослые					
нежирные	24	7.24	23.32	69.0	0.74
жирные[3]	12	10.92	27.30	46.4	0.74
Mammalia	28	7.24	20.43±0.63 (16.75—29.31)	71.6	0.74

Примечания. [1] — помимо оригинальных данных, использованы работы: Афанасьев, Передельник, 1966; Odum et al., 1965; Mosher, Matray, 1974; Ricklefs, 1974; Kendeigh et al., 1977; Koplin et al., 1980; [2] — *MEC* смеси амфибий, вьюрковых птиц и землероек у хищников Falco sparverius и Elanus leucurus был равен 0.845 (Koplin et al., 1980); [3] — с максимальными резервами перед перелетом морей.

Химический состав тела мало варьирует у разных видов позвоночных одного класса, поэтому возможно данные по *CD* отдельных видов

* Обширные списки калорийности рыб разных видов и в разных состояниях см. Афанасьев, Передельник, 1966.

распространить на весь класс (как это сделано в табл. 6), не указывая видовую принадлежность объектов питания и потребления.

Как видно из табл. 6, калорийность рыб выше калорийности амфибий, рептилий и млекопитающих; калорийность наземных позвоночных возрастает в ряду амфибии — рептилии — млекопитающие — птицы. Предельная калорийность птиц (29,3 кдж/г) превосходит все остальные группы животного царства и близка к калорийности самых жирных семян растений.

Сделанный нами обзор показывает, о калорийности каких групп пищевых объектов данных особенно недостаточно. Очевидно также, что данных по коэффициентам усвоения пищи особенно недостает. И этот недостаток будет существовать долго, т. к. *MEC* зависит и от объекта питания, и от особенностей потребляющего его вида птиц.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев А. В. Об энергетическом балансе и особенностях пищеварения некоторых тетеревиных птиц в зимний период. — В кн.: Биологические проблемы Севера. Магадан, 1973, вып. 2, с. 146—155.

Андреев А. В. О путях приспособления тетеревиных птиц к зимним условиям существования. — В кн.: Зоологические исследования Сибири и Дальнего востока. Владивосток, 1974, с 108—111.

Андреев А. В. Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики. Автореф. канд. дисс. Л., 1977, 22 с.

Андреев А. В. Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики. М., «Наука», 1980, 175 с.

Афанасьев В. А., Передельник Н. Ш. Клеточное пушное звероводство. М. «Колос», 1966. 399 с.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М., Дьяченко В. П. Биоэнергетика и регуляция осеннего предмиграционного периода у зяблика (Fringilla coelebs L.) — В кн.: Исследования по биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 55, Л. 1974, с. 62—100.

Ольшванг В. Н. Калорийность некоторых насекомых. — В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980, с. 29—36.

Полищук Л. В., Левин Г. П., Нинбург Е. А., Анищуков С. В. Калорийность беломорских мидий (Mytilus edulis) и суточное потребление энергии обыкновенной гагой. — В кн.: Экология и морфология гаг в СССР. Мурманск, 1978, с. 190—193.

Постников С. Н. Усвоение пищи у зерноядных воробьиных птиц. Зоол. журн., т. 5, 1976, вып. 3, с. 463—466.

Ashkenasie S. N Safriel U. N. Time-energy budget of the semipalmated sandpiper Calidris pusilla at Barrow. Alaska. — Ecology, 1979. vol. 60. N 4, p. 783—799.

Brooks W S. Comparative adaptations of the Alaskan redpolls to the arctic environment. Wilson Bulletin. 1968 vol. 80. p. 253—280.

Ebbinge B., Canters K., Drent R. Foraging routines and estimated daily food intake in Barnacle Geese Wintering in the northern Netherlands. — Wildfowl, 1975, vol. 26, p. 5—19.

Gibb J. Food requirements and other observations of captive tits. — Bird Study, 1967, vol. 4, p. 207—215.

Grodzinski W., Sawicka-Kapusta K. Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. — Oikos, 1970, vol. 21, p. 52—58.

Kendeigh S. C. Estimation of existence energy. — International studies on sparrows, 1967. vol. 1, p. 28—36.

Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. — In: Granivorous birds in ecosystems. Ed. Pinowski J., Kendeigh S. C. International Biological Programme. Cambridge univ. press, 1977. vol. 12, p. 127—204.

Kendeigh S. C., West G. C. Caloric values of plant seeds eaten by birds. — Ecology, 1965. vol. 46, p. 553—555.

Koplin J. R., Collopy M. W., Albert R. B., Levenson H. Energetics of two wintering raptors. — Auk, 1980. vol. 97, N 4. p. 795—806.

Moss R. The digestion and intake of winter foods by wild ptarmigan in Alaska. — Condor, 1973. vol. 75, N 3, p. 293—300.

Mosher I. A., Matray P. F. Size dimorphism; a factor in energy savings for breadwinged hawks. — Auk, 1974. vol. 91, N 2, p. 325—341.

Odum E. P., Marshall S. G., Marples T. G. The caloric content of migrating birds. — Ecology, 1965. vol. 46, p. 901—904.

Owen M. Some factors affecting food intake and selection in white-fronted geese. — J. Anim. Ecol., 1972. vol. 41, p. 79—92.

Ricklefs R. E. Energetics of reproduction in birds. Avian Energetics. Ed. R. A. Paynter. — Jr. Publications of the nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts, 1974. N 15, p. 152—297.
Prus T. Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations. — Pol. arch. hydrobiol., 1970, vol. 17, N 1—2, p. 183—199.
Schwartz R. L., Zimmerman J. L. The time and energy budget of the male dickcissel (Spiza americana). — Condor, 1971. vol. 73, p. 65—76.
Theberge J. B., West G. C. Significance of brooding to the energy demands of Alaskan Rock Ptarmigan chicks. — Arctic, 1973. vol. 26, N 2, p. 138—148.
Wallwork J. A. Calorimetric studies on soil invertebrates and their ecological significance. — Progress in soil Zoology. Ed. J. Vanek, Prague, 1975, p. 231—240.
West G. C. Bioenergetics of captive willow ptarmigan under natural conditions. — Ecology, 1968. vol. 49, N 6, p. 1035—1045.
West G. C. Foods eaten by Tree Sparrows in relation to availability during summer in Northern Manitoba. — Arctic, 1973. vol. 26, N 1, p. 7—21.
West G. C., Meng M. S. Nutrition of willow ptarmigan in Northern Alaska. — Auk, 1966. vol. 83, N 4, p. 603—615.
Westerterp K. The energy budget of the nestling Starling Sturnus vulgaris, a field study. — Ardea, 1973. vol. 61, p. 137—158.
Willson M. F. Seed selection in some North American Finches. — Condor, 1971. vol. 73, N 4, p. 415—429.

V. R. Dolnik, T. V. Dolnik and S. N. Postnikov

CALORIC DENSITIES AND METABOLIC EFFICIENCY COEFFICIENTS OF OBJECTS EATEN BY BIRDS

ABSTRACT.— 1. Original and published data on caloric density of plant seeds, berries and vegetative parts, aquatic and terrestrial invertebrate animals (including imago, pupae, larvae, eggs of insects), fishes, amphibia, reptilia, mammalia and aves.

2. Metabolic efficiency coefficients in some species of birds are reported for many plant and animal objects according to original measurements and data from literature.

УДК 577.3 598.2

Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц. Дольник В. Р. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 3—37. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

Описание и анализ методов измерения суточного расхода и потребления энергии у свободноживущих птиц. Дано обоснование метода расчета суточного бюджета энергии на основе данных, полученных путем хронометрирования суточного бюджета времени у птиц. На 20 видах проведено сравнение суточных бюджетов энергии, расчитанных по бюджетам времени, с результатами измерений иными методами и с расчетом бюджетов энергии по массе тела птиц. Показано близкое совпадение результатов. В природе у птиц бюджеты энергии, в отличие от птиц, содержащихся в клетках, менее зависят от температуры среды и имеют тенденцию к постоянству на уровне, кратном 2,5 базальных метаболизмов. *Илл. 8, табл. 6, библ. 98 назв.*

УДК 577.3 598.826.1

Структура и самоконтроль бюджетов времени и энергии у самца зяблика Fringilla c. coelebs. Ильина Т. А. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 37—45. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

У зябликов в вольерах и клетках суточные бюджеты энергии различались по величине в сезон размножения и зимой, но величины их оказались одинаковы как в маленьких клетках, так и в больших вольерах;полностью совпали результаты синхронного измерения их величины по энергии, заключенной в съеденной пище и выделенных экскретах с одной стороны, и расчетов исходя из их бюджетов времени — с другой. В сезон размножения расчитанные по бюджетам времени бюджеты энергии свободноживущих зябликов совпали по величине с бюджетами птиц в вольерах и клетках. Анализ составляющих бюджет времени форм активности зябликов и составляющих их бюджет энергии показал, что при сходстве суммарных затрат времени и энергии «статьи расхода» их различаются в клетке, вольере и в природе, т. е. поведение птиц перестраивается таким образом, чтобы сохранить тот же присущий им суточный расход энергии. *Илл. 1, табл. 4, библ. 33.*

УДК 577.3 598.726.5

Бюджет времени и энергии большого пестрого дятла Dendrocopos major major (L.) в зимний период. Бардин А. В. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 45—57. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

При температуре воздуха — 10° и температуре непосредственно окружающей среды — 5° дятел массой тела 93 г поедает за сутки 6,6 г ядер семян ели (удельная калорийность 28,05 кдж/г) и 0,6 г ядер семян сосны (удельная калорийность 27,21 кдж/г) усваивая из них 160.5 кдж/сут. Расчет суточного бюджета дятла, исходя из его бюджета времени и коэффициентов пересчета (Дольник, 1980), дает совпадающее значение 161,5 кдж/сут. Следовательно, энергетическая цена долбления в этой системе коэфтициентов (1,6 базальных метаболизмов) выбрана верно. Дятлы затрачивают на питание в морозные дни 5,8 ч (из них 4,7 ч на долбление) и получают на каждый израсходованный килоджоуль в 4,1 раза больше энергии при питании семенами сосны, и в 6,3 раза при питании семенами ели. *Табл. 5, библ. 37 назв.*

УДК 577.3 598.619

Биоэнергетика тетеревиных птиц Tetraonidae в зимний период. Потапов Р. Л. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 57—67. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

В Ленинградской обл. изучали несколькими методами бюджеты энергии у 4 видов тетеревиных, а также их бюджеты времени. Получено хорошее совпадение между измерениями суточного бюджета энергии по пище и экскрементам и расчетом его по бюджету времени. Суточный расход энергии у тетеревиных зимой в природе ниже, чем при тех же температурах в условиях клеточного содержания благодаря низкой активности и пребыванию большую часть дня в подснежных укрытиях. Изменяя соотношение времени, проводимого под снегом и на открытом воздухе, тетеревиные обеспечивают себе возможность жить при оптимальной для них зимой температуре непосредственно окружающей их среды около —7° С, не зависящей от температуры на открытом воздухе. Поэтому их суточные затраты энергии не зависят от последней. *Илл. 1, табл. 3, библ. 19 назв.*

УДК 577.3 598.619

Зимняя энергетика и бюджет времени флуктуирующих популяций белой куропатки Lagopus lagopus (L.) на северо-востоке Азии. А н д р е е в А. В. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 68—90. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

Энергетику белой куропатки изучали на основе определения потребления пищи, выделения экскретов (и их калорийности) и бюджетов времени. Обнаружено, что в разных местах в течение зимы суточный бюджет энергии у куропаток варьирует от 323 до 604 кдж/сут, завися не столько от температуры воздуха (влияние которой они нивелируют, изменяя время пребывания под снегом), сколько от коэффициентов утилизации основной в данном месте и в данный месяц пищи. *Илл. 12, табл. 10, библ. 18 назв.*

УДК 577.3 598.413

Суточные бюджеты времени и энергии пискулек Anser erythropus, зимующих на юго-западном побережье Каспийского моря. В о р о б ь е в а Т. Д. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 91—103. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

Оценка суточного бюджета энергии у пискулек по массе выделяемых ими за сутки экскрементов, их удельной калорийности и усвояемости гусями травяной диеты установленной удельной калорийности дает значение 900.5 кдж/сут, очень близкое к ожидаемому по уравнениям Кенди и др. (1977) для птиц с массой пискульки (1 458 г) при температуре среды 5° (801.4 кдж/сут). Расчет бюджета энергии по бюджету времени с использованием коэффициентов (Дольник, 1980) дает совпадающее значение (892,3 кдж/сут). Пискульки, кормясь ежедневно в течение 8,9 ч, получают на каждую затраченную на питание травой единицу энергии всего в 2,7 раза больше усвоенной энергии. *Табл. 6, библ. 15 назв.*

УДК 577.3 598.321

Суточные бюджеты времени и энергии стрепетов Otis tetrax, зимующих на юго-западном побережье Каспийского моря. В о р о б ь е в а Т. Д. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 104—109. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

Приведены суточные бюджеты стрепетов — редкого, малоизученного вида, по которым с применением системы коэффициентов (Дольник, 1980) рассчитан суточный бюджет энергии (630 кдж/сут), точно соответствующий ожидаемому (637,3 кдж/сут) согласно уравнениям Кенди и др. (1977) для птицы с массой тела стрепета (884 г) при температуре среды 2° Эти травоядные птицы затрачивают на кормежку 9,2 ч. *Табл. 4, библ. 4.*

УДК 577.3 598.826.1

Бюджеты времени и энергии у самца и самки зяблика Fringilla c. coelebs в гнездовой период. И л ь и н а Т. А., Ф е д о р я н с к а я Л. В. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 109—124. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

Приведены бюджеты времени и энергии самца и самки зяблика в течение всего гнездового периода на Куршской косе Балтийского моря. Расход времени и энергии на себя составляет у самца 18,12 ч/сут и 46.3 кдж/сут соответственно, у самки — 15,27 ч/сут и 46,89 кдж/сут; затраты на репродуктивное поведение — 9,17 кдж/сут у самца, и 10,72 кдж/сут у самки. Самец за 85 суток репродуктивного цикла затрачивает на него 414,7 ч и 780,9 кдж, а самка — 479,8 ч и 749,9 кдж. Сходство затрат энергии самцом и самкой на размножение обнаружено и у других воробьиных. *Табл. 5, библ. 28 назв.*

УДК 577.3 598.2 591.467.3

Продукция и продуктивная энергия при откладке яиц у птиц. Д о л ь н и к Т. В., Д о л ь н и к В. Р. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 124—143. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

На основе анализа мировых данных о зависимости от массы тела самок в разных отрядах птиц массы и калорийности яйца, числа яиц в кладке, длительности периода быстрого синтеза яйца и длительности интервалов времени между откладками яиц рассчитаны соответствующие уравнения, позволяющие вычислять (если из-

вестна масса тела самки) эти показатели, а также суточную и полную продукцию и суточные и за весь цикл откладки яиц затраты продуктивной энергии, т. е. оценивать энергетику скрытых процессов в организме самок, затраты на которые необходимо прибавлять к бюджету энергии самки, оцененному по ее бюджету времени. *Илл. 6, табл. 4, библ. 59 назв.*

УДК 591.13 : 577.3 : 612.51

Калорийность и усвояемость объектов питания птиц. Дольник В. Р., Дольник Т. В., Постников С. Н. — В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1982, с. 143—153. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 113).

Сводка мировых данных и обширных собственных измерений удельной калорийности и усвояемости несколькими десятками видов птиц семян растений, их ягод, листьев, почек, побегов, сережек; водных беспозвоночных, наземных беспозвоночных, особенно насекомых (их яиц, личинок, куколок, имаго); рыб, амфибий, рептилий, млекопитающих и птиц (в том числе яиц и птенцов). Приводятся данные о содержании воды в объектах, средних калорийностях смешанных есественных рационов и особенностях усвоения. *Табл. 6, библ. 32 назв.*

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. Р. Дольник. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц 3

Т. А. Ильина. Структура и самоконтроль бюджетов времени и энергии у самца зяблика Fringilla c. coelebs . . 37

А. В. Бардин. Бюджеты времени и энергии большого пестрого дятла Dendrocopos major major (L.) в зимний период . 45

Р. Л. Потапов. Биоэнергетика тетеревиных птиц Tetraonidae в зимний период .

А. В. Андреев. Зимняя энергетика и бюджет времени флуктуирующих 57 популяций белой куропатки Lagopus lagopus (L.) на северо-востоке Азии 68

Т. Д. Воробьева. Суточные бюджеты времени и энергии пискулек Anser erythropus, зимующих на юго-западном побережье Каспийского моря 91

Т. Д. Воробьева. Суточные бюджеты времени и энергии пискулек Anser tetrax, зимующих на юго-западном побережье Каспийского моря 104

Т. А. Ильина и Л. В. Федорянская. Бюджеты времени и энергии у самца и самки зяблика Fringilla c. coelebs в гнездовой период

Т. В. Дольник и В. Р. Дольник. Продукция и продуктивная энергия при откладке яиц у птиц

В. Р. Дольник, Т. В. Дольник, С. Н. Постников. Калорийность и усвояе- 143 мость объектов питания птиц

Рефераты 154

CONTENTS

Page

V. R. Dolnik. Methods of time and energy budgets study . . . 3

T. A. Ilyina. Structure and self-control of time and energy budgets of the male chaffinch, Fringilla c. coelebs 37

A. V Bardin. Time and energy budgets of the great spotted woodpecker, Dendrocopos major major (L.), during winter period . 45

R. L. Potapov. Bioenergetics of tetraonids during winter period . 57

A. V. Andreev. Winter energetics and time budget in fluctuating populations of ptarmigan, Lagopus lagopus (L.), in North-Eastern Asia 68

T D. Vorobeva. Daily time and energy budgets of lesser white-fronted goose, Anser erythropus, wintering at south-western coast of the Caspian sea 91

T. D. Vorobeva. Daily time and energy budgets of little bustard, Otis tetrax, wintering at south-western coast of the Caspian sea . 104

T A. Ilyina and *L. V. Fedorianskaja.* Time and energy budgets of the male and female chaffinch, Fringilla c. coelebs during nesting period

T. V. Dolnik and *V. R. Dolnik.* Production and productive energy during egglaying period in birds . . . . .

V R. Dolnik, T. V. Dolnik and *S. N. Postnikov.* Caloric densities and metabolic efficiency coefficients of objects eated by birds 143

Abstracts 154

БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ У ПТИЦ В ПРИРОДЕ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 113

Утверждено к печати
Зоологическим институтом АН СССР
План 1982 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *Т Г Кашицкая*

Сдано в набор 09.04.82. Подписано к печати 21.10.82. М-26657. Формат 70×108$^{1}/_{16}$.
Бумага № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 9,75. Усл.-печ. л. 10.
Уч.-изд. л. 10. Тираж 800 экз. Заказ № 499. Цена 1 р.

Зоологический институт АН СССР, 199164, Ленинград, Университетская наб., 1.

Типография № 2 Ленуприздата, Ленинград, 191104, Литейный пр., 55.